Nicht f. d. Austausch

Der Bau des hornigen Schildkrötenschnabels

*

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Dietrich Wilcke
aus Berlin

Tag der mündlichen Prüfung: 23. 6. 37
Tag der Promotion: 28. 1. 38

Berlin 1937

Druck von Ernst Hedrich Nachf. in Leipzig

N 94

Referenten: Prof. Dr. SEIDEL
Prof. Dr. ZIMMER

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Diese Arbeit erschien gleichzeitig in
„Morphologisches Jahrbuch". 81, 24—77, 1937
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig
D 11

Der Bau des hornigen Schildkrötenschnabels.

Von

Dietrich Wilcke.

Mit 25 Abbildungen im Text.

D 11.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsübersicht: A. Einleitung S. 24. a) Literaturbesprechung S. 25. b) Material und Methode S. 26. — B. Hauptteil: Bau des hornigen Schildkrötenschnabels S. 27. — I. Histologisch-anatomische Untersuchung S. 27. — 1. Die Elemente der Epidermis S. 27. — 2. Das Gesamtgefüge der Epidermis S. 28. a) Allgemeine Struktur S. 30. α) Aufbau S. 31. β) Strömung S. 49. $\alpha\alpha$) Ihre Richtung S. 50. $\beta\beta$) Ihre Geschwindigkeit S. 53. b) Besondere Strukturen S. 56. α) Heller Hornkeil S. 57. β) Generationsweiser Aufbau des Horns S. 58. γ) Zellgröße S. 67. — II. Gebißformen S. 70. — III. Vergleich des hornigen Schnabels der Schildkröten mit ihren Krallen und mit Hornbildungen anderer Wirbeltiere S. 72. — C. Zusammenfassung S. 74. — D. Literaturverzeichnis S. 76.

A. Einleitung.

Alle bisherigen Arbeiten, die sich mit dem histologisch-anatomischen Aufbau des Integuments der Schildkröten beschäftigen, berücksichtigen den Panzer und die übrige Körperhaut, sowie die Schuppen an den Extremitäten nebst den Krallen. Den Schnabel einer genaueren histologisch-anatomischen Betrachtungsweise zu unterziehen, hat bis jetzt noch niemand unternommen. Daher war es meine Aufgabe, den hornigen Schnabelüberzug auf seinen Bau und seine Beanspruchung hin eingehender zu untersuchen.

In erster Linie beschäftigte mich der histologische Aufbau des Hornschnabels. Zur Untersuchung wurden Schnitte angefertigt. Besonders große Objekte wurden mazeriert, bzw. ausgekocht oder mittels einer Säge zerteilt und so ein Anhalt über ihren Bau gewonnen. Analoge Ausbildungen bei anderen Wirbeltieren sollen erwähnt und die Ergebnisse der Arbeit den dort beobachteten Erscheinungen gegenübergestellt werden.

Die Materialbeschaffung stieß auf große Schwierigkeiten. Deswegen konnte nur eine geringere Artenzahl untersucht werden, als vorgesehen war. Doch ist es mir möglich gewesen, trotz dieser wenigen Untersuchungen ein klares Bild von Bau und Funktion des Hornschnabels zu bekommen.

Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Richard Hesse für die Unterstützung und Förderung meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen, desgleichen Herrn Prof. Dr. F. Seidel für wertvolle Hinweise. Auch danke ich Herrn Inspektor Seitz vom Berliner Aquarium für die freundliche Überlassung von Schildkröten sowie allen denen, die mir Material zur Verfügung stellten.

a) Literaturbesprechung.

Große Mühe macht das Schneiden des Schnabels. Ich habe keine Arbeit finden können, die etwas über den histologischen Bau des Schnabels bringt. Die Abhandlungen, die sich auf den hornigen Schnabelüberzug beziehen, betrachten nur die äußere Form und diese auch nur oberflächlich. Solcherlei Darstellungen finden wir bei Gray (1855), Boulenger (1885) und Siebenrock (1911). Sie beschränken sich auf eine systematische Beschreibung der Chelonier, sind nur kurz gehalten und daher für unsere Zwecke nicht wesentlich. Schacht (1902) beschreibt bei den Elefantenschildkröten mit wenigen Worten den äußeren Bau des Schnabels und berichtet über kleine Zähnchen, die Cuvier (1809/10) seinerzeit benutzte, um innerhalb der Chelonier kleine Familien aufzustellen. Lange (1931) bringt in seinem zusammenfassenden Aufsatz über das Integument der Sauropsiden einiges über die Haut der Schildkröten. Über den Schnabel berichtet er nichts.

Die histologischen Untersuchungen des Integuments erstreckten sich in erster Linie auf die weniger stark verhornten Hautregionen und sind allgemeiner Natur. Ausführliches darüber bringen Ficalbi (1889), Hoffmann (1890), Maurer (1895) und Schmidt (1921). An einem Carapax von Chrysemys fiel Lange (1931) die einschichtige Keimschicht im Gegensatz zum mehrschichtigen Stratum germinativum der weichen Körperhaut auf. Er kam zu der Auffassung, daß kein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen Verhornungsgrad und der Stärke der plasmatischen Epidermisschicht bestehe.

Besonders bemerkenswert ist die Darstellung der Eidechsenkrallen durch Schmidt (1916), die mir auch einige Fingerzeige für meine eigenen Untersuchungen gab. Eine andere Arbeit desselben Verfassers über die Panzerhaut von Emyda granosa (1921) enthält über die außerordentlich dünnschichtige Epidermis nur wenig und beschäftigt sich hauptsächlich mit der dieser Form eigentümlichen Corium-Epidermisverbindung. Interessant ist eine Arbeit von Boas (1931) über die Verhornungen der Extremitätenenden, insofern als jene Bildungen Analogieschlüsse zu denen der Schildkrötenschnäbel zulassen.

Zu den polarisationsoptischen Untersuchungen benutzte ich die Arbeit von Schmidt (1934); außerdem gaben seine Beobachtungen am Panzer von

Emyda granosa im polarisierten Licht einige Anhaltspunkte über das optische Verhalten des Horns.

In einer Tabelle habe ich schließlich versucht, die Schildkröten nach der Ausbildung ihres Gebisses und ihrer Nahrungsweise zu gruppieren. Hierbei war mir die ethologische Analyse über die Nahrungsweise und Phylogenie der Meeresschildkröten von Dollo (1903) sehr wertvoll. Ferner gab mir die Untersuchung von Deraniyagala (1930) einige Anhaltspunkte; auch die Angaben in Brehms Tierleben (1912) konnte ich dafür ausnutzen.

b) Material und Methode.

Es wurden von mir untersucht:

Chelydra serpentina Linné. — Chrysemys scripta elegans Wied. — Chrysemys d'orbignyi D. et B. — Clemmys insculpta Leconte. — Emys orbicularis Linné. — Geoemyda trijuga thermalis Lesson. — Testudo graeca Linné. — Testudo ibera Pall. — Testudo marginata Schoepff. — Testudo tabulata Walb. — Testudo pardalis Bell. — Testudo radiata Shaw. — Chelone imbricata Linné. — Chelone mydas Linné. — Caretta caretta Linné. — Sternothaerus niger D. et B. — Hydraspis hilarii D. et B. — Trionyx gangeticus Cuv.

Diese Schildkröten stammen in der Mehrzahl aus dem Berliner Aquarium. Von ihnen wurden zwecks mikroskopischer Untersuchungen teils Schnitte angefertigt, teils wurden sie makroskopisch oder unter der Lupe untersucht.

Zum Fixieren des Materials wurden 10%iges Formol und Bouinsche Lösung verwandt, darauf wurden die Objekte in Wasser ausgewaschen und über 70%igen in 90%igen Alkohol überführt; hierin verblieben sie Stunden bis Tage. Darauf kamen sie über die Alkoholreihe herunter in Diaphanol. Als Diaphanol verwandte ich das nach Prof. Erich Schmidt von der Firma Ernst Leitz hergestellte Gemisch. Zumeist platzte das Horn infolge der großen Spannungen im Alkohol, nachdem es die Diaphanolstufe verlassen hatte. Knochen und Horn mußten zusammen behandelt werden, da sich wegen der geringen Mächtigkeit des Bindegewebes das Integument vom Knochen nicht ohne erhebliche Verletzungen des Horns lostrennen ließ. Bei großen Tieren war die Entkalkung der Knochen durch Diaphanol gering; infolgedessen konnte es nur in Verbindung mit anderen chemischen Mitteln angewandt werden. Um die erwähnten Spannungen zu vermeiden, benutzte ich vor dem Diaphanol Essigsäure, und zwar mit steigender Konzentrierung: von 25%iger Lösung über 40%ige zur 50%igen. Darin blieben dann die Objekte drei Tage und länger liegen. Da nun Diaphanol selbst Essigsäure enthält, so war diese Behandlung für die Präparate nicht weiter von Nachteil. Hierauf wurden die Objekte wieder zurück ins Wasser überführt, darin gründlich ausgewaschen und in gesteigerter Alkoholreihe entwässert.

Die Paraffineinbettung über Methylbenzoat-Celloidin war schwierig. Trotz Evakuierens behielten die Objekte in den sehr porösen Knochen stets

kleine Luftteilchen; ich suchte sie mit einer Nadel durch Anstechen zu entfernen, was jedoch nicht immer gelang, ohne daß das Horn erheblich verletzt wurde. Weil durch die Erwärmung im heißen Paraffin die Luftbläschen das Horn sprengten und die Objekte unbrauchbar machten, verwandte ich auch, schon mit Rücksicht auf die Größe der meisten von ihnen, Celloidin als Einbettungsmittel. Damit ließen sich bis zu 15 μ dicke Schnitte herstellen. Zumeist genügten schon 20—25-μ-Schnitte. Die Hornerweichung, wie sie Moller (1933) empfiehlt, habe ich auch versucht; doch konnte ich keine brauchbaren Schnitte damit erhalten. Daß eine gewisse Geschicklichkeit bei der Behandlung der Präparate erforderlich ist, wenn ein Erfolg erzielt werden soll, möchte ich nicht unerwähnt lassen.

Was endlich die Färbemethode anlangt, so gebrauchte ich vor allem Hämalaun-Eosin und Azan, außerdem noch Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin, Methylenblau, Kongorot, Gallein und Nucplaskoll.

B. Bau des hornigen Schildkrötenschnabels.

I. Histologisch-anatomischer Teil.

1. Die Elemente der Epidermis.

Bevor ich zur Besprechung des Gesamtgefüges der Epidermis übergehe, möchte ich einige Bemerkungen über den allgemeinen histologischen Aufbau des Schnabels vorausschicken. Die Epidermis setzt sich aus zwei Schichten, einer inneren, der Keimschicht oder dem Stratum germinativum, und einer äußeren, der Hornschicht oder dem Stratum corneum, zusammen. Dazwischen liegt oft eine dünne Zellage, die Zwischenschicht oder Stratum intermedium.

Die basalen Zellen der Keimschicht sind durch ganz feine, faserartige Fortsätze mit dem fibrillären Netz des Bindegewebes verbunden. Diese kleinen Fortsätze lassen sich besonders gut bei Vertretern der Gattung Testudo erkennen. Nicht immer erreichen sie die gleichen Ausmaße, sondern sind teils kürzer, teils länger. Die Basalschicht besteht aus langgezogenen zylindrischen Zellen. Diese können auch, wie bei Sternothaerus niger, rund und klein sein. Je nach der Form und Größe sind die Kerne der Zellen ovoid bis rundlich. Junge Tiere haben zumeist rundere Basalzellen, während bei älteren Exemplaren die zylindrische Gestalt überwiegt. Des öfteren scheint die Basalschicht aus mehreren Schichten zusammengesetzt zu sein. Doch ist diese Erscheinung nur auf den beengten Raum zurückzuführen, so daß einzelne Zellen aus dem Verbande der basalen Lagerung seitlich herausgedrängt werden und so eine zweite Zellschicht vorgetäuscht wird. Doch

hängen diese Zellen durch feine Ausläufer mit der unteren Lage zusammen.

Über der Basalschicht breiten sich mehrere Lagen polyedrischer Zellen aus. Diese sind rundlich und stellen das Stratum spinosum dar. Mit wachsender Entfernung von der Basalschicht nimmt die Zellgestalt wieder längliche Form an; nur ist jetzt die Richtung der längeren Durchmesser der Zellen senkrecht zu dem der Basalschicht orientiert. Alle Zellen der Keimschicht besitzen einen feinen körnigen Inhalt, der bei den weiter peripher gelegenen zunimmt. Bei besonders stark gefärbten Schildkröten verteilt er sich über das ganze Zellumen und ruft dadurch eine feine bräunliche bis braunschwarze Färbung hervor. Es handelt sich hier vielleicht um Pigmentgranula, die aus der darunter gelegenen Pigmentschicht des Bindegewebes stammen. Das nehme ich deswegen an, weil die Körnchen bei intensiver Färbung der Haut in besonderer Stärke auftreten, so bei Sternothaerus niger und Chelone imbricata, deren Färbung in der Jugend dunkel ist. Es kann aber auch eine dem Stratum intermedium vergleichbare Bildung sein, zumal diese Schicht nicht immer zu finden ist, bei Säugern sogar häufig fehlt. Eine Erklärung dafür steht noch aus.

Diese Dunkelheit verstärkt sich beim Eintritt der Zellen in die sog. Zwischenschicht, soweit sie vorhanden ist. Weil diese Granula sich mit Eisenhämatoxylin nicht anfärbten, möchte ich die Bezeichnung Stratum granulosum vermeiden. Die braun bis braunschwarzen Granula erschienen nämlich auch hier, so daß eine einwandfreie Beurteilung nicht möglich war. Trotz der Verwendung von Diaphanol und Entpigmentierungsflüssigkeit (nach Angaben von Hennings) blieben die Zellen noch ziemlich dunkel und hoben sich oft bei Verwendung schwächerer Vergrößerungen unterm Mikroskop als dunkle Schichten heraus. Ich möchte daher diese Schicht lieber Stratum intermedium nennen. Zuweilen ist die intermediale Schicht, wie schon erwähnt, nicht zu sehen, eine Merkwürdigkeit, die uns später noch in besonderem Zusammenhang interessieren soll.

Über diese Schicht breitet sich die verhornte Epidermis aus. In ihrer untersten Lage, also unmittelbar über dem Stratum intermedium, läßt sich ein Streifen erkennen, der sich gegen das übrige Horn absetzt. Die Zellen dieser Lage, des Stratum lucidum, sind in ihren Konturen kaum oder überhaupt nicht zu sehen. Auch die Zellkerne verschwinden, desgleichen die Granula. Die Durch-

sichtigkeit dieser Schicht wird bedingt durch das Vorhandensein von Fettröpfchen, die das Licht fast ungehindert hindurchtreten lassen. Das Stratum lucidum konnte ich bei jeder Schnittserie beobachten. Als ich versuchte, den Fettgehalt des Hornes überhaupt durch eine Probefärbung mit Sudan III festzustellen, reagierte der Zellstreifen durch intensive Rötung.

Die nächstfolgende Schicht zeigt uns das kompakte Horn, die eigentliche Hornschicht. Oft wird sie von Farbbändern und Farbschlieren durchsetzt, auf die wir noch später zurückkommen werden. Mehrfach beobachtete ich bei Färbung mit Eosin eine Tinktion der Zellkerne.

Es ist eine eigentümliche Tatsache, daß in der Körperhaut, die ja nicht so starken Verhornungen unterliegt, die Zellkerne im Stratum corneum nicht mehr zu sehen sind, während sie an stark verhornten Teilen, wie Schnabel und Krallen, deutlich hervortreten. Lüdicke (1933) hat derartige Erscheinungen am Vogelschnabel, Stöhr (1936) am menschlichen Nagel gefunden.

Während die Keimschicht, die unter den stark verhornten Teilen sich hinzieht, im Verhältnis zur Körperhaut dünn ist, fällt an den übrigen Hautregionen ihre mächtige Dicke auf. Über diese Anomalie berichtet schon Lange (1931). Wir wollen darauf an anderer Stelle noch einmal zurückkommen.

2. Das Gesamtgefüge der Epidermis.

Vor der eingehenden Darstellung der Verhältnisse bei den einzelnen Vertretern möchte ich zur Orientierung eine kurze Erläuterung des Schildkrötenschnabels geben.

Im Ober- und Unterkiefer treffen die Knochen der meisten Arten in nahezu rechtem Winkel aufeinander (Stumpfschnauzen). Bei anderen Formen (Spitzschnauzen) ist der Winkel spitzer. Frontalschnitte zu bekommen, ohne daß das histologische Bild sich verändert, war nicht möglich. Auch gewann ich Sagittalschnitte nur in unmittelbarer Nähe der Medianachse. Daher trennte ich die rechten und linken Äste der beiden Kiefer voneinander. Zuweilen ließ ich in der Ebene der Hauptachse ein kleines Stück stehen und teilte erst seitlich von ihm rechts und links die Kieferbögen ab. Ein zu großes Präparat wäre schwer in dünnere Schnitte zu zerlegen gewesen. Vom Mittelstück konnte ich Sagittalschnitte anfertigen, während ich die einzelnen Kieferäste längs und quer durch-

schnitt. Frontalschnitte bekam ich von allen Objekten ohne Schwierigkeit (Abb. 1).

a) Allgemeine Struktur.

Da das Mundhorn der jeweils wichtigste Teil der Hornbekleidung des Schnabels ist, so wird auch im Zusammenhang mit verschiedenartiger Lebensweise gerade diese Stelle die mannigfaltigsten »Anpassungen« aufweisen. Wenn man auf Grund makroskopischer und histologischer Untersuchungen des Mundhorns eine Grup-

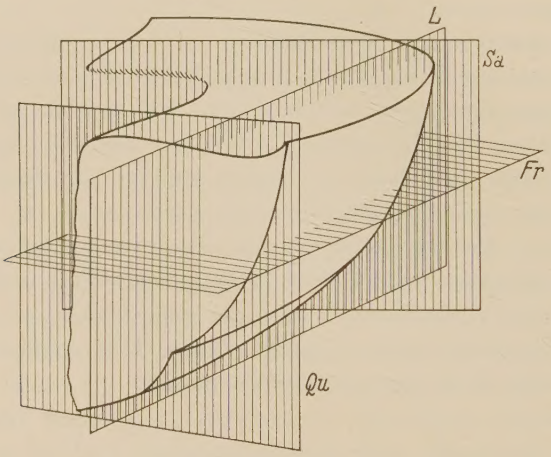

Abb. 1.
Schema der Ebenen, in denen Präparate geschnitten wurden.

pierung der verschiedenen Formen versuchen will, so wird man als Hauptkennzeichen betrachten müssen: zusätzliche Bildung von Kauleisten und besonderen Bau des Hornes. Je nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines der beiden Merkmale ergeben sich dann verschiedene Einzelformen. An den Anfang stelle ich nunmehr die Vertreter, die keines der genannten Hauptmerkmale besitzen, an den Schluß solche Formen, bei denen beide ausgebildet sind. Die Mitte der Gruppe sollen die Schildkröten bilden, denen das eine oder das andere Merkmal in mehr oder minder starker Ausprägung eignet. Diese Aufstellung macht keineswegs den Anspruch, vollständig zu sein, da ja infolge mangelnden Materials nicht alle Vertreter der Schildkrötenformen, die in dieser Hinsicht Beachtung verdient hätten, untersucht werden konnten.

α) Aufbau.

Emys orbicularis, Chelydra serpentina, Hydraspis hilarii, Chrysemys scripta elegans, Geoemyda trijuga thermalis.

Als Vertreter der Form mit allseitig plangelagertem Horn seien Emys orbicularis, Chelydra serpentina, Hydraspis hilarii, Geoemyda trijuga thermalis und Chrysemys scripta elegans genannt. Ferner dürften hierzu gehören Cinosternum und Dermochelys, Schildkröten, die nicht untersucht wurden.

Ein Sagittalschnitt durch das Mundhorn des Oberkiefers einer Emys orbicularis zeigt eine in beträchtlicher Dicke ausgebildete Hornschicht. Sie wird, wie die Abb. 2 erkennen läßt, von einer im

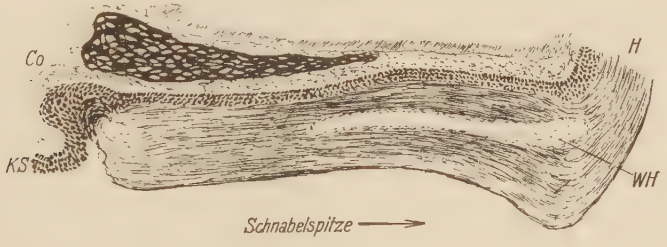

Abb. 2.

Sagittalschnitt durch den Oberkiefer einer Emys orbicularis, ca. 225 : 1. Eine mächtige Hornschicht, das Mundhorn, lagert sich über eine nur wenige Zellagen dicke Keimschicht und ein verhältnismäßig dünnes Corium. Der Falz des Mundhorns stellt eine grubenartige Einsenkung dar. An dieser Stelle ist die Keimschicht etwas dicker. Die helle Schicht im Horn deutet den Hornkeil an.

Verhältnis zur Hornmächtigkeit verschwindend dünnen Keimschicht unterlagert. Das Stratum germinativum ist hier nur drei bis vier Zellagen stark. Nur am Falz in einer grubenförmigen Einbuchtung der Epidermis ist die proliferierende Schicht etwas dicker. Das Bindegewebe unter der Epidermis ist gleichfalls sehr dünn und lagert auf dem Knochen. Beginnen wir beim Falz, so können wir erkennen, daß dort die Zellen im Stratum basale mit ihrer Hauptachse kaudalwärts weisen. Das Horn ist noch weich, was sich an der stärkeren Färbung mit Hämalaun bemerkbar macht, und zerfasert sich in einzelne Lamellen. In geringer Entfernung vom Falz behalten die Zellen der Keimschicht ihre proximal zum Falz gewandte Anordnung bei und wandern in dieser Richtung auch aus der Keimschicht heraus. Mit weiterer Entfernung vom Falz wird ihre Orientierung indifferenter. Die Zellen richten sich mit ihrer Längsachse immer mehr senkrecht gegen die Oberfläche zu, wie

die Abb. 2 zeigt. In der Höhlung, in die die Kante des Unterkiefers beim Zubeißen eingreift, beginnt eine Umlagerung der Basalzellen. Ihr Längsdurchmesser weist zur Schnabelspitze. Diese Anordnung behalten die Zellen unverändert bis zur Schnabelkante bei. Auffallend ist im Mundhorn ein weißlicher Keil, dessen Ränder, mit Methylenblau gefärbt, eine bläuliche Umrandung annahmen. Das Innere blieb stets hell. Mit dieser Erscheinung werden wir uns später noch eingehender (Seite 57) beschäftigen.

Im Außenhorn des Schnabels sind die Verhältnisse ähnlich. Auch hier wird der Falz durch eine einfache Einsenkung geschaffen. Die Zellen der Keimschicht sind ähnlich wie im Mundhorn angeordnet. Zuweilen dringen jedoch, wie ein Sagittalschnitt durch das Außenhorn lehrt, die Zellen in das Corium hinein. Sie bilden hier Einsenkungen, die sich aneinanderreihen. Die Keimschichtzellen lassen in diesen Einsenkungen keine regelrechte Anordnung erkennen. Zwischen den Gruben ist die Richtung der Keimschichtzellen nicht einheitlich. An der Schnabelkante findet kurz vor ihrem spitzen Grat eine Umlagerung der Zellen des Stratum germinativum statt. Sie wenden sich mit ihrer Längsachse zur Schnabelkante. Auch im Mundhorn macht sich das, wie wir sahen, bemerkbar, indem die Zellen sich zur Spitze hin ausrichten. Infolgedessen bildet sich im Horn zwischen den im spitzen Winkel aufeinandertreffenden Lagen der Keimschicht des Mundhorns wie Außenhorns ein besonderer Hornabschnitt, der das Ausfüllungshorn darstellt. Dieses ist jedoch nie so gut zu erkennen wie etwa an den Krallen der Krokodile oder anderer Reptilien. Auffällig ist das große Volumen sämtlicher Hornzellen gegenüber denen des Stratum germinativum.

Aus diesen Richtungsverhältnissen der Keimschichtzellen ergibt sich folgendes Bild: Im Innen- wie Außenhorn weisen Längsdurchmesser der Zellen nicht vom Falz zur Schnabelkante, sondern es werden der Orientierung nach mehrere Richtungen deutlich. In einer Region, die ungefähr vom Falz bis zur Mitte des Sagittalschnittes reicht, sind die Zellen mit ihrer längeren Achse zum Falz gewandt. Distal davon sind die Zellen der Keimschicht senkrecht zur Hornoberfläche angeordnet. Die in unmittelbarer Nähe des Schnabelrandes gelegenen streben hingegen diesem zu. Löst sich durch Beanspruchung beim Fressen eine Schicht des Mundhorns, so müssen die übriggebliebenen Teile der gleichen Hornschicht an den Stellen, wo sie sich noch im Zusammenhang mit dem

darunterliegenden Horn befinden, abblättern. Damit aber das Schnabelhorn nicht allzu stark abgenutzt wird, ist zwischen Mund- und Außenhorn ein Ausfüllungshorn eingeschoben, welches den Fortgang des Abblätterungsprozesses aufzuhalten vermag und die

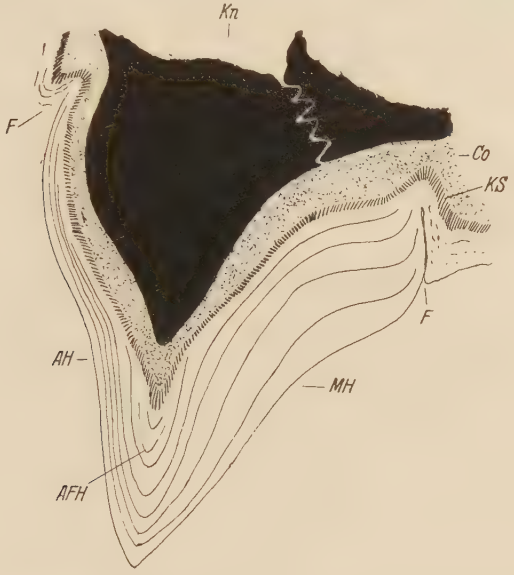

Abb. 3.
Allgemeines Schema eines Querschnitts durch einen Kieferast.

Schnabelkante scharf erhält. Denn die das Ausfüllungshorn gestaltenden Basalzellen schlagen die Richtung zur Spitze ein (siehe Abb. 3).

Sternothaerus niger.

Wir wenden uns jetzt der oben gekennzeichneten Mittelgruppe zu. Dazu gehört zunächst: Sternothaerus niger. Während das Außenhorn in seinem ganzen Verlauf einfach und eben bleibt, ähnlich wie in der vorhergehenden Gruppe, ist das Mundhorn bei dieser Form gewellt (Abb. 4). Im ganzen weiß, hat es nur in den äußersten Lagen der Hornschicht dunklere Färbung. Ein Längsschnitt durch einen der beiden Äste des Oberkiefers zeigt die Zellen der Keimschicht zum Falz hin gewandt. Dieser erscheint als tiefe Einsenkung, der eine mächtige Hornschicht entwächst. Es sind die gleichen Verhältnisse, wie wir sie z. B. bei Emys orbicularis antrafen. Neben dem Falz nimmt die Keimschicht nach der Spitze

die Form eines kleinen Buckels an. Das Stratum basale wird, wie aus der Abbildung hervorgeht, aus ganz dicht zusammengedrängten Zellen gebildet, die zumeist nur an dem Vorhandensein eines Zellkerns als solche zu erkennen sind. Die darüberliegenden Zellagen haben im Gegensatz zur Basalschicht außerordentlich große Zellen, die im Stratum intermedium das größte Ausmaß erreichen. Worin wir die Ursache dieser enormen Größenzunahme zu suchen haben, ist schwer zu sagen. Die Basalschicht mit ihren so winzig kleinen Zellen wird von Zellagen überdeckt, die eine ganz plötzliche Zunahme an Größe aufweisen, eine Erscheinung, die abnorm

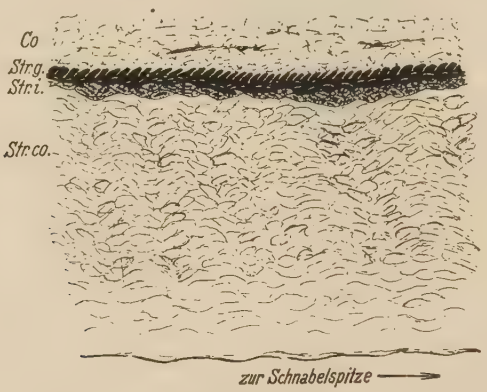

Abb. 4.

Längsschnitt durch das Mundhorn eines Oberkieferastes von Sternothaerus niger, ca. 225 : 1. Die Zellen des Stratum intermedium bilden in Abständen Erhöhungen, die sich im Horn fortsetzen und schräg zur Hornoberfläche verlaufen.

zu nennen ist, wenn man zum Vergleich die Wachstumsverhältnisse aller übrigen untersuchten Formen heranzieht.

Die erwähnten Wellungen im Horn nehmen ihren Ursprung in der Intermedialschicht. Die einzelnen Wellenberge erheben sich, wie aus der Abbildung gut zu erkennen ist, anfangs senkrecht zur Keimschicht im Horn, wenden sich aber, je mehr sie sich der Hornoberfläche nähern, in sanftem Bogen zu ihr hin. Und zwar ist der konkave Bogen der Wellungen stets auf der rostralwärts gerichteten Seite gelegen. Den ursächlichen Zusammenhang der Wellungen im Horn mit der Keimschicht vermag ich nicht zu erklären. Es ist nämlich zu erkennen, daß die Aufwölbungen erst im Stratum intermedium beginnen.

Ein Querschnitt durch einen Kieferast derselben Schildkröte zeigt uns gleichfalls die mächtige Entwicklung des Mundhorns.

Beginnen wir am Falz, so ist zunächst eine Orientierung der Keimschichtzellen zu jenem hin zu beobachten; an Stellen, die weiter von ihm entfernt sind, weisen die Zellen des Stratum germinativum zur Schnabelkante. Das Außenhorn zeigt dieselben Verhältnisse auf. Zuerst sind die Zellen zum Falz gewandt, verlaufen dann zur Hornoberfläche senkrecht und zielen schließlich zur Kante des Schnabels hin. Das Außenhorn ist an der Unterkieferkante soweit vorgewachsen, daß es das Ausfüllungshorn in die Mundhöhle hineindrängt. Der Unterkiefer gleicht in seinen sonstigen Bildungen denen des Oberkiefers. Die Wellungen, die im Längsschnitt hervortreten, läßt diese Schnittebene natürlich nicht erkennen.

Clemmys insculpta.

Dieser Form reihe ich als nächste Clemmys insculpta an. War bei der vorigen das Horn wellig, so finden wir hier eben gelagerte Form wie bei Emys orbicularis und Chelydra serpentina. Im Mundhorn ist eine auf dem Kieferast von vorn nach hinten verlaufende Leiste vorhanden, die sich in kleineren Vorwölbungen mit geringem Abstand bemerkbar macht. Diese Leiste erscheint in der Längsebene des Oberkieferastes und erstreckt sich von der Falzregion am Kiefergelenk, parallel zur Schnabelkante, bis in die Nähe des Rostrums. Äußerlich wird von diesen Vorwölbungen nichts sichtbar. Daher mögen auch Boulenger, Gray und andere Forscher sie nicht gesehen haben.

Wiederum zeigt ein Längsschnitt durch den Oberkieferast im Mundhorn einen einfachen grubenförmigen Falz. Die Zellen der Keimschicht sind, genau wie bei den vorigen Formen, diesem zugewandt und besitzen bedeutende Größe. Auf der Leiste wölbt sich die Keimschicht zu kleineren Erhebungen auf und bildet im Horn kleine Säulchen. Diese streben schräg nach vorn zum Rostrum, wie wir das bei Sternothaerus niger angetroffen haben. Die Lagerung der Hornschicht rings um diese Säulchen schafft durch konzentrische Anordnung eine festere Oberfläche und schützt die Hornscheiden vor frühzeitiger Abnutzung. Je näher der Hornoberfläche, desto mehr schwindet die konzentrische Hornbildung, die auf dem Längsschnitt als Wellung zutage tritt, und macht einer ebenen Schichtung Platz. Ein weißer Keil im Horn, wie wir ihn schon bei Emys orbicularis vorfanden, ist auch hier erkennbar. Die Oberfläche der Knochen, die die Keimschicht unterlagern, besitzt keiner-

lei Erhöhungen, die diese Vorwölbungen unterstützen. Gegen die Schnabelspitze verlieren sich die Hornsäulchen. Am Unterkiefer konnte ich überhaupt derartiges nicht feststellen.

Chelone imbricata.

Komplizierter ist der Bau des Schnabels einer Chelone imbricata. Ist dessen Außenhorn von geringer Mächtigkeit, so wird gegenüber den zuvor besprochenen Vertretern das Innenhorn nicht so dick. Dafür aber treten im Mundhorn des Oberkiefers zur Schnabelkante zwei Leisten, in dem des Unterkiefers eine neue hinzu. Löst man die Hornscheiden vom Knochen los und betrachtet seine Oberfläche, so erkennt man, daß hier die Kauleisten des Ober- wie Unterkiefers bereits vorgebildet sind und die Hornkappen gewissermaßen dem Knochenbau ihre eigenartige Oberflächenskulptur verdanken. Den Graten der Hornbekleidung entsprechend, finden sich also hier schon Erhebungen im Knochen. Auf Schnittpräparaten konnten sie nicht immer genau beobachtet werden. Doch ist wahrscheinlich, daß zwischen den Graten der Hornscheiden und denen der Knochen ein Zusammenhang besteht, zumal das Bindegewebe, wie die Abb. 5 zeigt, recht dünn ist und somit die Keimschicht fast unmittelbar dem Knochen aufliegt. Eine Tatsache, die ich im übrigen bei fast allen untersuchten Schildkröten festzustellen vermochte. Äußerlich war bei dem jungen Tier, das mir zur Verfügung stand, freilich davon nichts zu erkennen.

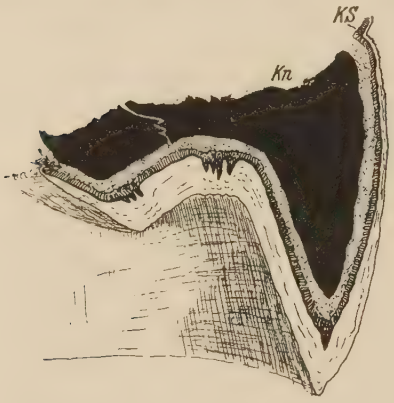

Abb. 5.
Sagittalschnitt durch den Oberkiefer einer Chelone imbricata, teilweise schematisiert, ca. 9 : 1. Das Corium ist punktiert wiedergegeben, die Keimschicht gestrichelt; im Horn sind nur an den Zähnchen Wellungen zu erkennen; sonst ist die Lagerung eben.

Einen Überblick über das Mundhorn vermittelt uns ein Sagittalschnitt. Auf der Abbildung ist außerdem noch der Verlauf der Schnabelkante und der Kauleiste perspektivisch dargestellt. In der Rostralgegend der Schnabelkante sehen wir Zähnchen; auf der Abbildung ist nur ein einzelner sichtbar. In der Vertiefung des Mundhornes, in die die Schnabelkante des Unterkiefers einrastet,

stehen abermals Zähnchen, und zwar sind es zwei bis drei hintereinander. Ihre Längsachse weist genau auf die Hornoberfläche zu. An der Außenseite der Innenkante findet sich eine dritte Stelle, an der sie gleichfalls anzutreffen sind. Auch hier steht ihre Längsachse senkrecht zur Hornoberfläche. Am Schnabelrand des Unterkiefers sind die Zähnchen schräg nach vorn gewandt und treffen genau auf die vertikal nach unten weisenden Zähnchen des Oberkiefers. Auch die anderen Zähnchen streben im spitzen Winkel aufeinander zu. Sie haben die Aufgabe, beim Kauen die besonders beanspruchten Stellen zu stärken. Nach Brehms (1902) und Dollos (1903) Angaben frißt diese Schildkrötenart auch Muscheln, wie z. B. Austern, deren harte Schalen bei dem zerbeißenden Tiere eine große Festigkeit des Hornschnabels voraussetzen.

Betrachten wir nun noch die Anordnung der Zellen der Keimschicht! Im Außenhorn bemerken wir wieder ein Richtungnehmen auf den Falz und dann ein Abbiegen zur Schnabelkante. Das Mundhorn dagegen wird in seinem Aufbau nur geringfügig durch die Hornzähne beeinflußt, zumal diese nur hier und da vorkommen. Sie treten nur in unmittelbarer Umgebung der Sagittalebene auf. Wie ein Sagittalschnitt erweist, entspricht das Horn der Mundhöhle einem tiefen Falz. Er ist nach oben aufgebogen und gegen die Schnabelspitze gerichtet, eine Merkwürdigkeit insofern, als andere Vertreter dieses Erscheinungsbild nicht bieten. Sonst sind die Richtungsverhältnisse in der Keimschicht dieselben wie im Außenhorn.

Merkwürdig ist ferner das Auftreten einer weißlichen Färbung im Innern des Mundhornes sowohl, wie an den Spitzen der Außen- und Innenkanten. Darauf möchte ich noch an anderer Stelle (Seite 57) zurückkommen.

Testudo und Chrysemis d'orbignyi.

Eine noch weiter differenzierte Form tritt uns in sämtlichen Vertretern der Gattung Testudo entgegen. Dazu gehört auch Chrysemis d'orbignyi. Bei ihnen gesellen sich zu den Schnabelkanten noch je eine Kauleiste im Ober- und Unterkiefer. Wie bei allen vorherigen Vertretern zeigt sich auch hier das Außenhorn dünnschichtig und einfach. Das Mundhorn dagegen wird dicker. Auf der Schnabelkante und den Graten der anderen Leisten ragen kleine zahnartige Vorsprünge hervor. Besonders zu beachten ist daran, daß diese in genauen Abständen voneinander stehen und bei

vielen Arten sogar in bestimmter Anzahl vorhanden sind. Sie verleihen den Kauleisten das Aussehen einer Säge (Abb. 6, 7). Trotz der überaus spitzen Grate im Ober- wie Unterkiefer hat die Oberfläche des Knochens keinerlei Erhebungen, eine um so auffälligere Tatsache, als man nach dem Befunde bei Chelone imbricata annehmen sollte, die großen Vorwölbungen ständen immer im Zusammenhang mit den Kaukanten des Hornschnabels.

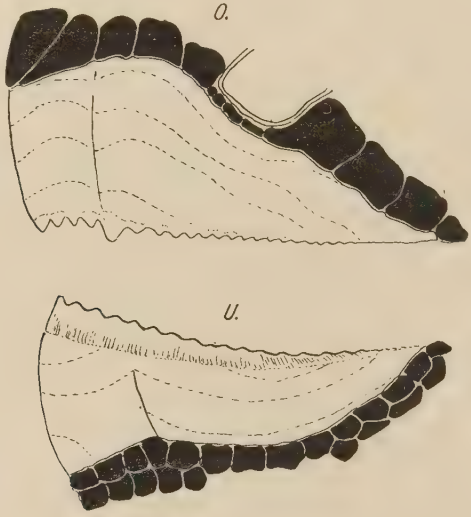

Abb. 6.

Ober- und Unterkiefer einer Testudo pardalis, von der Seite gesehen, ca. 2:1. Die die Hornscheide umrandenden Hornplättchen der Haut sind schwarz gezeichnet. Die Abbildung zeigt die Aufteilung der Hornscheide in mehrere Stücke. Die gestrichelten Linien deuten die Grenzen der Horngenerationen an.

Unter den einzelnen Vertretern der Gattung Testudo war eine Art, Testudo tabulata, insofern interessant, als sie außer der Schnabelkante noch zwei neue Leisten im Mundhorn besaß, während ich bei den übrigen Arten stets nur je eine entdecken konnte. Allerdings ist diese neue zu innerst gelegene Vorwölbung nicht in dem Sinne eine Leiste wie die anderen; denn sie wird nur durch eine Hornmasse gebildet, die sich sofort nach Verlassen des grubenförmigen Falzes zu einem Wulst emporwölbt. Außerdem war der Grat, den der Wulst hervorrief, mit kleinen zahnartigen Spitzen versehen.

Bevor ich jedoch zur Besprechung der histologischen Einzelheiten komme, möchte ich eine Hornbildung erwähnen, die mir bei einzelnen Vertretern dieser Gattung begegnete. Die Hornscheiden

bestehen nicht aus einer einheitlichen Kappe, sondern die Partien des Außenhornes im Ober- wie Unterkiefer sind in einzelne Hornplatten aufgeteilt (Abb. 6). Oben wie unten konnte ich je drei verschiedene Hornschilder erkennen. Die beiden besonders großen »Eckzähne«, die das Horn im Oberkiefer bilden, erscheinen genau an der Grenze der Seitenschilder und des Frontalschildes. Obwohl jene Grenzen mit den Nähten der Intermaxillaria und der beiden Maxillaria übereinstimmen, stehen sie wohl kaum in einem Zusammenhang miteinander. Denn im Unterkiefer stoßen die Dentalia in der Sagittalebene in einer Symphyse aufeinander. Gerade dort

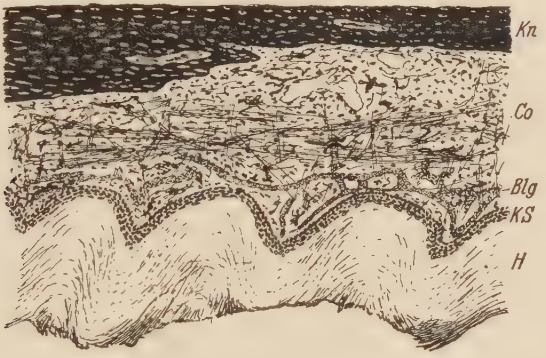

Abb. 7.

Längsschnitt durch die Kauleiste des Oberkiefers einer Testudo tabulata, ca. 225 : 1. Die Keimschicht ist enorm dünn im Vergleich zum Horn, in das sich ihre Vorwölbungen fortsetzen, indem sie einen sägeartigen Grat bilden. Im Bindegewebe ist eine reiche Versorgung der Keimschicht mit Capillaren zu erkennen.

befindet sich keine Grenze zwischen zwei Hornschildern. Auch ist im Unterkiefer die Trennung der einzelnen Schilder nicht vollkommen durchgeführt. Die Trennungsnaht verliert sich gegen die Schnabelkante zu. Die meisten Vertreter der Gattung Testudo zeigen am Unterkiefer nur eine unvollständige Trennung der Hornscheiden, während am Oberkiefer nicht immer eine Unterteilung des Außenhorns zu sehen ist. Derartige Aufteilungen des hornigen Schnabels werden von Boettcher (1928) auch bei einigen Vogelgattungen beschrieben. Er erblickt darin ursprüngliche Merkmale, leitet sie von den Hornschildern der Eidechsen ab und betrachtet sie als eine diesen analoge Gestaltung. Nur noch bei Chelone mydas vermochte ich eine gleiche Bildung am Unterkiefer zu erkennen.

Ein Querschnitt durch einen Kieferast des Oberkiefers möge uns die Richtung der Basalzellen veranschaulichen. Im Außenhorn

ist wieder ein ganz einfacher Falz vorhanden. Des öfteren war bei einigen Schnitten die Einbuchtung so geringfügig, daß man kaum von einem Falz sprechen kann. Dieser verteilt sich hier auf mehrere kleine Einsenkungen. Die Tiefe des Falzes ändert sich anscheinend je nach der Beanspruchung der Hornschicht. Wo die Hornkappe wenig in Anspruch genommen wird, da ist die Einsenkung flach; und sie vertieft sich erst mit wachsender Beanspruchung der Hornschicht. Denn durch Vertiefung wird eine größere Epithelstrecke zur Hornbildung herangezogen. Der Mundhornfalz ist nicht immer vorhanden. Doch habe ich niemals in der Gestalt der Falze große Unterschiede wahrnehmen können, wie sie Lüdicke (1933) bei den Vogelschnäbeln beschreibt. Immerhin ist festzustellen, daß an den beim Fressen besonders mitgenommenen Stellen, die fast unmittelbar hinter dem Rostrum gelegen sind, der Falz gestaffelt ist, also mehrere Einsenkungen aufeinander folgen. Anderwärts tritt nur eine einfache Grube auf. Oft konnte ich am Schnabel von Testudo tabulata beobachten, daß die Keimschicht sich ohne Vertiefungen in das Mundhornepithel fortsetzt. An dem Punkte, wo die Hornbildung des Schnabels aufhört, nimmt die Keimschicht an Dicke zu, und der Übergang in ein vielschichtiges Stratum germinativum geschieht unvermittelt. Auch Lange stellte fest, daß an ungepanzerten Körperstellen die Keimschicht stärker ist als an den gepanzerten Teilen des Integuments. Man könnte eine Anomalie zwischen Wachstum und Ausbildung der Keimschicht einerseits und dem Horn andererseits annehmen. Später werden wir sehen, ob die Annahme einer Anomalie, die von Lange (1931) vertreten wird, zu Recht besteht.

Im Außenhorn sind, wie an dem Querschnitt zu sehen ist, die Zellen des Stratum basale zum Falz hingewandt, mit wachsender Entfernung von ihm richten sie sich mit ihren Längsdurchmessern allmählich auf und orientieren sich schließlich zur Schnabelkante. Im Mundhorn indes neigen sich die Zellen der Keimschicht vom Falze zur Innenseite der Kauleiste und bilden mit dem Stratum germinativum, das auf der anderen Seite ebenfalls jener Leiste zugekehrt ist, eine Spitze. In dem dem Außenhorn nahe gelegenen Teile der Keimschicht, d. h. in der Ausbuchtung, in welche die Schnabelkante des Unterkiefers hineinfaßt, ist die Richtung der Zellen indifferent. An dieser Ausbuchtung zwischen Schnabelkante und Kauleiste zeigen Testudo ibera und Testudo tabulata eine ganz eigenartige Anordnung der proliferierenden Schicht (Abb. 8).

Es ließ sich erkennen, daß die Zellen der Basalschicht in kleinen Gruben nebeneinander lagern. Hier werden sie reichlich durch Kapillaren ernährt, die bis auf geringen Abstand an die Keimschicht herantreten. Die Strecke von der Ausbuchtung bis zur Schnabelkante erleidet eine Richtungsänderung derart, daß die Zellen anfangs zur Ausbuchtung sich hinkehren, um kurz vor der Spitze dieser zuzustreben. Nahe der Schnabelkante ist im Mund-

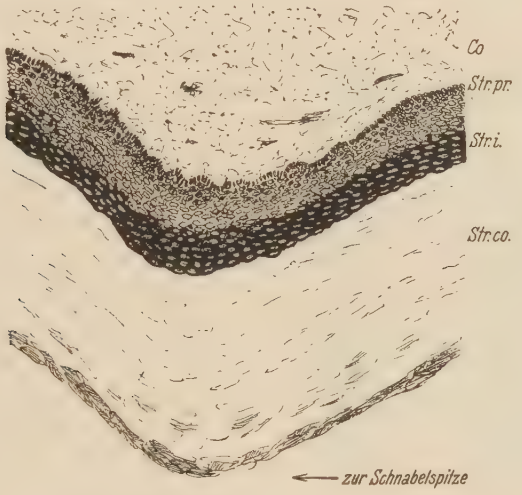

Abb. 8.

Querschnitt durch den Oberkiefer einer Testudo ibera, Mundhorn, ca. 450 : 1. Das Stratum profundum buchtet sich ins Corium ein. Die Keimschicht ist hier mächtiger als sonst. Die Intermedialschicht (Stratum intermedium) erreicht große Dicke.

horn das Stratum germinativum überraschend dünn. Es hat den Anschein, als ob diese Stelle überhaupt nicht neues Zellenmaterial bildet. Ein Schnitt in der Frontalebene bringt im wesentlichen die gleichen Verhältnisse. Nach anfänglicher Orientierung zum Falz hin wenden sich die Zellen der Basalschicht des Außenhorns langsam der Spitze zu.

Im Unterkiefer sind noch besondere Einrichtungen vorhanden, die auf Präparaten anderer Schnittebenen nicht oder nur unklar hervortreten. Dies ist stark bei Testudo tabulata ausgeprägt. Das Außenhorn wird in bestimmten, regelmäßigen Abständen von kleinen Vorwölbungen des Coriums begleitet, deren Gestalt sich der Keimschicht ebenso wie der Hornschicht mitteilt (Abb. 21, 22). Dort rufen sie starke Wellungen im Horn hervor, die gegen die

periphere Oberfläche des Stratum corneum nach und nach verschwinden. Behalten die Zellen des Falzes in seiner Nähe sowohl wie etwas entfernt von ihm die Generalrichtung zu ihm bei, so ändern sie dieselbe bei jeder Vorwölbung, indem sie auf deren proximaler Seite sich zu ihr hinkehren. In der Gegend des Rostrums streben sie der Schnauzenspitze zu.

In einer schematischen Abbildung sind diese Verhältnisse nochmals dargestellt (Abb. 9). Wir sehen auf das mittlere Stück eines Unterkiefers, von dem die beiden Kieferäste abgetrennt sind. Vorn links ist der Kieferast der rechten Seite quer weggeschnitten. Das Bindegewebe ist punktiert wiedergegeben. Über dieses legt sich, weiß gehalten, die Keimschicht. Die Hornbekleidung ist nur im Mundhorn angedeutet. Die Hornlamellen erscheinen als gestrichelte Linien. Ein Teil des Außenhornes ist abgetragen. Dadurch lassen sich jetzt die Vorwölbungen gut erkennen. Wie wir sehen, beginnen sie eine kurze Strecke vom Falz entfernt und streben auf je ein Hornzähnchen zu, ohne jedoch in diese überzugehen. Denn kurz davor verschwinden die Vorwölbungen plötzlich. Äußerlich werden sie im Außenhorn noch als ganz feine Kanten sichtbar.

Jene Vorwölbungen dienen dazu, eine zum Zubeißen rauhere Oberfläche zu schaffen, andererseits durch Vergrößerung der zellbildenden Schicht eine Abnutzung wettzumachen.

Eine weitere Eigentümlichkeit macht ein Querschnitt durch einen Unterkieferast deutlich (Abb. 10). Da entdecken wir am Außenhorn in halber Entfernung von Falz und Schnabelkante einen Wulst. Sein Aussehen ist derart, daß vom Falz aus das Außenhorn auf seinem Wege zur Schnabelkante sich allmählich vorwölbt. Unmittelbar an diesen Buckel schließt sich eine zum Schnabelrand gerichtete Einbuchtung an. Der Verlauf der Zellen der Keimschicht ist daher auch etwa anders als gewöhnlich. Beim Verlassen des Falzes sind die Zellen zunächst diesem zugekehrt. Sobald sie jedoch in die Nähe des Buckels gelangen, wenden sie sich mit ihrer Längsachse zur Schnabelkante und richten sich auf den Buckel zu aus. Öfter läßt sich auch Horn verschiedenen Ursprungs unterscheiden, was man daran feststellt, daß die Hornlamellen anders gelagert sind. Der Unterschied geht soweit, daß man distalwärts vom Schnabelrand Horn aus der Region des Falzes wie aus den angrenzenden Gebieten vorfindet. Dieses Horn (*H 1*) wird durch ein anderes (*H 2*), das seinen Ursprung vom Buckel nimmt, nach außen gedrängt. An *H 2* lagert sich von innen her das Horn der

Stellen unterhalb des Buckels (*H 3*) an und geht über in das Ausfüllungshorn. Unterhalb der Vorwölbung kehren sich die Zellen der Einbuchtung zum Buckel zu. Ihre Längsachsen orientieren sich jetzt zum Falz hin. Diese Wendung wird eingehalten, bis kurz vor dem Schnabelrand die bei allen Schildkröten auftretende Richtungsänderung stattfindet. Die Keimschichtzellen weisen zu dem spitzen Grat des Schnabelrandes und veranlassen die Bildung einer starken Kante. Der soeben beschriebene Buckel ist auch die

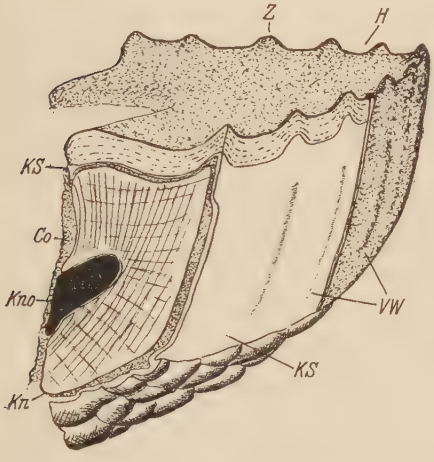

Abb. 9.

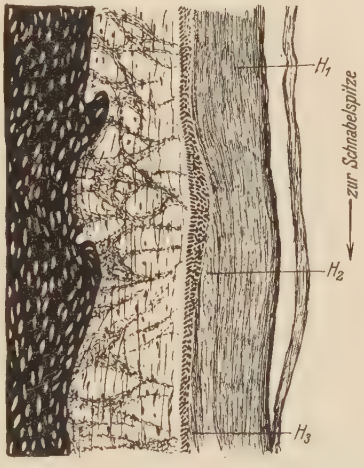

Abb. 10.

Abb. 9. Unterkiefer einer Testudo tabulata im Schema.

Abb. 10. Querschnitt durch das Außenhorn eines Unterkieferastes einer Testudo tabulata, ca. 60 : 1. H_1 = Horn der Regionen oberhalb des Buckels; H_2 = Horn vom Buckel selbst; H_3 = Horn von Stellen unterhalb des Buckels.

Grenze, bis zu der der Oberkieferrand einrastet. Verfolgt man auf einer Schnittserie diese Vorwölbung von der Schnabelspitze in kaudaler Richtung, dann erkennt man, daß auf den Querschnitten der Buckel immer mehr zur Schnabelkante hinrückt.

Auf einem Frontalschnitt sind die Schichten des Hornes in der Ebene der Schnabelkante um die obenerwähnten Zähnchen herum konzentrisch angeordnet. Auf den tieferen, dem Knochen näher liegenden Schnittebenen verwandeln sich diese Kreise in elliptische Formen. Das Horn fließt um sie herum wie Wasser um die Strömungspfeiler einer Brücke. Die Zellen der Keimschicht sind dem Durchmesser entsprechend radiär bis elliptisch angeordnet. Körperlich genommen stellt der Hornzahn einen Kegel dar, der nach

der Basis hin im Querschnitt elliptische Form annimmt. Bei den rein landlebenden Schildkröten, welche die Gattung Testudo umfaßt, sind die Zellen kleiner als bei den amphibischen Vertretern. (Näheres darüber auf Seite 67.)

Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß gegenüber den vorher behandelten Formen bei den Testudovertretern eine weißliche Schicht im Horn eine stärkere Ausprägung findet.

Trionyx gangeticus.

Den Vertretern der Mittelgruppe möchte ich als nächste Form Trionyx gangeticus angliedern. Da diese Schildkröte sehr groß war, konnte ich schon mit bloßem Auge oder mittels einer Lupe Untersuchungen anstellen. Das Mundhorn ist mit dicht nebeneinander liegenden kleinen Höckern ausgestattet. Ich möchte diese kleinen Erhabenheiten absichtlich nicht Zähnchen nennen, weil sie eher eine Ähnlichkeit mit den Wellungen des Mundhorns von Sternothaerus niger aufweisen, außer einem Sektor in der Sagittalebene, der sich von der kaudalen Seite zur Schnabelkante hin verbreitert. Auf der dem Knochen zugekehrten Seite des Oberkieferhorns reihen sich die den Höckern entsprechenden Grübchen aneinander, werden gegen den Rand des Falzes immer kleiner und verschwinden in seiner unmittelbaren Nachbarschaft völlig. Zur Schnabelkante neigen sie sich nur ganz wenig. Die Erhebungen sind so klein, daß nichts weiter von ihrer Orientierung erkennbar wird.

Sieht man sich die Oberfläche des Mundhorns mit einer Lupe genauer an, so gewahrt man zwei Linien, die am kaudalen Teil der Hornscheide beginnen. Die innere hebt sich sehr deutlich vom restlichen Horn der Mundhöhle ab und verläuft ziemlich gerade zur Rostralgegend des Schnabels, in der sie nach und nach verschwindet. Auf der Unterseite der Hornscheide wird sie durch einen scharfen Strich markiert. Diese Linie stellt eine Leiste dar, die aber im Vergleich zu der der anderen schon besprochenen Schildkröten sehr unbedeutend ist. Die zweite Linie zieht sich in unmittelbarer Nähe der Schnabelkante und parallel zu ihr hin. Auch sie ist in einem Streifen auf der Rückseite der Hornbekleidung zu erkennen und fällt hier eher ins Auge als auf der Oberseite des Mundhorns, wo sie besser mit einer Lupe verfolgt werden kann.

Das Außenhorn erweist sich wie bei den schon vorher besprochenen Formen als glatt. Desgleichen besteht zwischen dem Bau des Ober- und Unterkiefers kein Unterschied; doch ist bei

diesem nur eine Leiste im Horn vorhanden, die der inneren des Oberkiefers entspricht.

Am Falz des Innen- und Außenhorns wird eine Schichtung im Stratum corneum sichtbar. Auch im übrigen Mundhorn konnte ich diese Anordnung beobachten, da hier weite Partien abgeplatzt waren.

Man könnte die eben besprochene Form gewissermaßen als eine Zwischenform betrachten. Daß sie einen Bau des Mundhornes besitzt, ähnlich dem von Sternothaerus niger, habe ich schon angedeutet; letztere könnte daraufhin sogar als Vorform von Trionyx gangeticus angesehen werden. Der noch nicht vollkommen ausgeprägten Leistenbildung wegen könnte man sie an Clemmys insculpta anschließen, der Höckerbildung wegen an Chelone mydas und Caretta caretta. Die Tatsache aber, daß nicht das ganze Mundhorn Höcker aufweist, sondern daß die Höckerfelder von schmalen Streifen eben gelagerten Horns getrennt sind, veranlaßt mich, sie ans Ende der Mittelgruppe zu stellen.

Chelone mydas.

Wir gelangen jetzt in unserer Besprechung zu den beiden Formen, die wir an den Schluß unserer Gruppierung setzen wollten. Das Exemplar einer Chelone mydas, das zunächst in Frage kam, war so groß, daß ich es schon makroskopisch untersuchen konnte. An ihm erscheinen neben den Schnabelkanten noch Leisten, die dem äußeren Rande nahezu parallel verlaufen. Im Oberkiefer sind es zwei, im Unterkiefer nur eine einzige. Finden wir bei Testudo und Chrysemys Röhrchen nur auf den Graten der Schnabelkanten und Leisten, und zwar in größeren Abständen, außerdem das eine wie das andere gleichgestaltet, so weisen sie bei Chelone mydas nicht bloß eine Differenzierung nach Gestalt und Größe auf, sondern die Hornmasse des ganzen Mundhorns setzt sich aus solchen Röhrchen zusammen, die dicht nebeneinander stehen. Die einzelnen Grate der beiden Innenleisten des Oberkiefers besitzen größere »Säulchen«, während die Röhrchen auf den Innenkanten des Unterkiefers sich in der Größe von denen des übrigen Mundhornes nicht abheben (Abb. 11, 12). Nur die Schnabelkante des Unterkiefers ist mit ganz besonders großen Röhrchen bewehrt, auf denen wieder große Zähne mit viereckigem oder dreieckigem Querschnitt sitzen.

Die Schnabelkante des Oberkiefers ist dagegen einfach. Aber auf ihrer der Mundhöhle zugekehrten Seite entdecken wir bis tief

in die Höhlung hineinreichende »Rippen«. Diese gehen zuweilen ineinander über oder verzweigen sich wieder. Dadurch bekommt die ganze Oberfläche des Horns an dieser Stelle ein Aussehen, das an die Schmelzfalten von Zähnen erinnert. Löst man die Hornkappe ab, so kann man erkennen, daß diese »Rippen« kein solides Horn darstellen, sondern daß sich hier die Keimschicht vorwölbt. Bei Testudo sahen wir derartige Riefungen am Außenhorn des Unterkiefers, hier treten sie am Mundhorn des Oberkiefers auf. Sie haben auch die gleiche Aufgabe. Sie bilden Versteifungen von mechanischer Bedeutung, machen das Horn widerstandsfähiger

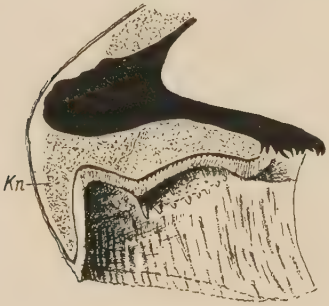

Abb. 11.

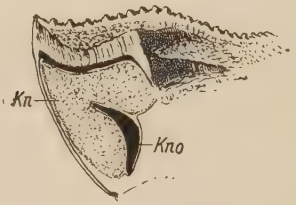

Abb. 12.

Abb. 11. Oberkiefer einer Chelone mydas, sagittal, ca. 2 : 1.
Abb. 12. Unterkiefer einer Chelone mydas, sagittal, ca. 2 : 1. Die Schnabelränder und der Verlauf der Kaukanten sind perspektivisch dargestellt. Die Keimschicht ist schwarz wiedergegeben, um die Papillen deutlich zu machen.

und verhindern eine vorzeitige starke Abnutzung. Vom Rostrum aus geht ihre Richtung allmählich schräg kaudalwärts. Ein Sagittalschnitt zeigt das Außenhorn als einen dünnen Belag. Das Mundhorn ist auch nicht sehr dick. Am hinteren Ende der Hornkappe sind die Röhrchen mehr zur Schnauzenspitze geneigt und ändern dann ihren Verlauf, indem sie sich senkrecht zur Kante wenden. Im Unterkiefer sind sie alle mehr oder weniger rostralwärts gerichtet. Ähnlich wie bei manchen anderen Schildkröten hat auch bei dieser Art die Mundseite der Knochenoberfläche Grate, denen zur besonderen Unterstützung kleine Knochenzäpfchen aufsitzen können. Bei verschiedenen Vertretern vermochte ich allerdings nur Wellungen der Grate, aber keine Gratzäpfchen wahrzunehmen. Auch hatten die Innenseiten der Schnabelkanten des Oberkiefers kleine rippenartige Erhebungen, die denen im Horn, wie ich oben erwähnt habe, entsprechen. Anscheinend ist die Tendenz vorhanden, Vorwölbun-

gen im Horn durch entsprechende Gestaltung des Untergrundes zu unterstützen.

Caretta caretta.

Eine Bildung des Horns, die der Form Emys, von der wir ausgegangen sind, ganz entgegengesetzt ist, sehen wir bei Caretta caretta. Diese Schildkröte hat keine Zähnchen, wie wir sie in den vorigen Beispielen kennengelernt haben, sondern es kommt zur Ausbildung von überaus langen Röhren. Diese befinden sich im ganzen Mundhorn und formen außer der Schnabelkante noch zwei

Abb. 13.

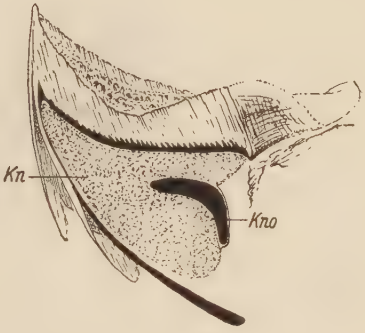

Abb. 14.

Abb. 13. Oberkiefer einer Caretta caretta, sagittal, ca. 2 : 1.
Abb. 14. Unterkiefer einer Caretta caretta, sagittal, ca. 2 : 1. vgl, Erklärung zu Abb. 11, 12.

innere Leisten im Oberkiefer und eine im Unterkiefer. Aber der der Mundhöhle zugekehrte Knochen hat hier keinerlei Erhabenheiten, so daß die Hornsäulchen ohne Unterstützung bleiben.

Einen Einblick in die Anordnung des Horns vermittelt uns ein Sagittalschnitt (Abb. 13, 14). Das Außenhorn ist auch hier wieder ganz dünn und wird von dem enorm dicken Wachstum des Mundhorns beträchtlich übertroffen. Innen, vom Falz aus spitzenwärts, neigen sich die Längsachsen der Röhrchen stark zur Schnauzenspitze. Am Rostrum selbst richten sie sich allmählich auf, bis sie an der Schnabelkante senkrecht zu dieser stehen. Das Corium tritt mit großen Zäpfchen in die Lumina der Röhren ein. Der Zwischenraum zwischen Horn und Knochen ist so gering, daß das Horn durch die die porösen Knochen durchsetzenden Blutgefäße

ernährt werden muß. Denn es ist schwer denkbar, daß eine so große Hornmasse, wie sie das Mundhorn darstellt, so wenig Nahrungsstoffe braucht, daß sie allein durch die Kapillaren innerhalb der dünnen Coriumschicht ernährt werden könnte. Außer dieser Funktion fällt dem Corium noch die Aufgabe zu, die Hornkappe fest zu verankern. Aus diesem Grunde durchlaufen die Kapillaren nur einen kurzen Weg im Corium. Um einen vollständigen Überblick über die Porenfelder der Hornkappen zu bekommen, löste ich diese vom Corium los. Dann treten am Oberkieferhorn neben den kleinen Lumina besonders große Poren auf, die in zwei halbkreisförmigen

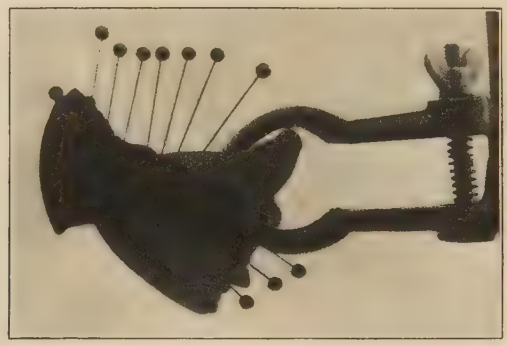

Abb. 15.
Abgelöste Hornscheiden von Caretta caretta. Veranschaulichung der Neigung der Röhrenachsen durch Nadeln, und zwar im Ober- und Unterkiefer.

Bögen verlaufen. Den vorderen dieser Bögen bildet die Schnabelkante, den anderen die vordere Innenleiste. Die hintere Innenkante entbehrt der großen Poren. Im Gegensatz dazu besitzt der Unterkiefer überall gleich große Lumina.

Die auf dem Sagittalschnitt beschriebene Richtung der Röhren prüfte ich nochmals, indem ich in die Poren kleine Stecknadeln steckte (Abb. 15). Daran erkannte ich den genauen Verlauf der Neigung der einzelnen Röhrenachsen. An der Innenkante des Oberkiefers verläuft ihre Längsachse schräg zur Schnauzenspitze nach vorn. Die Sagittalebene zeigt uns eine genau senkrecht zur Schnabelkante gewandte Orientierung der Achse, also nach unten. An deren Seiten ändern sie jedoch ihre Richtung, indem sie mehr kaudalwärts geneigt sind. Am Falz erfolgt ein Richtungswechsel zur Spitze. Im Unterkiefer ist nur ein vom Innenfalz zum Schnabelrand rostralwärts gerichtetes Wachstum zu beobachten. Am Falz

herrscht eine stärkere Neigung gegen die Spitze vor, die dann fortlaufend rostralwärts geringer wird, um schließlich abzuklingen. Bei Aufsicht auf die Lumina erkennt man gegen die Schnabelkante zu eine leichte Divergenz der Poren. Hält man die mit den Nadeln versehenen Hornkappen so aneinander, wie sie beim normalen lebenden Tiere orientiert sind, dann erkennt man, daß die Hornröhren des Ober- und Unterkiefers im spitzen Winkel aufeinandertreffen (Abb. 15). Würden beide Hornkappen mit ihren Röhren senkrecht aufeinanderstoßen, so könnte es wohl kaum zur Bildung von Kanten kommen, zumal das Horn nicht wie bei Chelone mydas und Testudo eine Unterstützung durch Vorsprünge des Knochens erhält. Diese Anordnung verringert den Druck und beläßt den Coriumpapillen Freiheit zum Wachstum.

β) Strömung.

Im vorhergehenden Kapitel haben wir das Gefüge des Schnabels bei den einzelnen Vertretern kennengelernt. Wir sahen, daß das Mundhorn der bei der Nahrungsaufnahme wichtigste Teil des hornigen Schnabelüberzuges ist. Gewisse Teile des Mundhorns werden besonders beansprucht. Die Schnabelkante des Unterkiefers wird beim Beißen an das Innenhorn des Oberkiefers gedrückt, wobei die »Druckstellen« in erster Linie abgenutzt werden. Sind noch zusätzliche Kauleisten vorhanden, dann greifen sie alternierend ineinander und scheuern die betreffende Stelle des anderen Kiefers durch. Das dort abgenutzte Horn muß wieder erneuert werden. Das kann nach unserer Meinung auf zweierlei Weise erfolgen. Entweder findet eine stärkere Proliferation der darunterliegenden Epithelstrecken statt, um den Verlust auszugleichen, oder das Ersatzhorn wandert von den angrenzenden Gebieten herüber. Gegen die erste Annahme spricht die im großen und ganzen horizontale Lagerung der Hornlamellen an den Abnutzungsstellen. Einige Ausnahmen sind vorzugsweise bei den Meeresschildkröten zu verzeichnen, bei denen das Mundhorn ganz aus Röhrchen besteht. Es müßte sich nämlich das Gefüge des Hornes durch eine rege Proliferation verändern, wodurch dann die horizontale Lagerung verschwände. So bleibt also nur die andere Auffassung möglich, daß die gefährdeten Bezirke mit Horn aus der Nachbarschaft bedeckt werden. Bei ebener und von Röhrchenbildung freier Lagerung des Hornes erfolgt die Neubildung der Epidermis im allgemeinen senkrecht zur Abnutzungsstelle, vorausgesetzt, daß der Materialver-

schleiß überall gleich groß ist. Die Schildkröten lassen freilich, wie wir oben schon gesehen haben, eine ungleiche Hornabnutzung erkennen. Weiter möchte ich die Vermutung aussprechen, daß das Horn des Mund- sowohl wie des Außenhorns sich auf einer steten Wanderung zur Schnabelkante befindet. Sind Kauleisten im Mundhorn vorhanden, dann vollziehen sich die gleichen Ortsbewegungen zu dieser Kante hin, gleichsam als ob sie eine zweite Schnabelkante darstellten. An den Stellen aber, wo sich die Kauleisten im übrigen Horn verlieren, bewegt sich das Horn wiederum vom Falz auf die Schnabelkante zu. Seine Geschwindigkeit wäre von der Intensität der Neubildung des Zellenmaterials abhängig. Demzufolge fände dann eine Lokomotion des Zellenmaterials nicht vertikal statt, sondern hier könnten wir von einer Schrägströmung sprechen. Wie tritt nun eine solche zunächst nur theoretisch ermittelte Ortsbewegung auf dem histologischen Bilde strukturell in Erscheinung? Für das Mundhorn ist ein Versuch zur Messung bzw. zur Veranschaulichung einer Lokomotion des Hornmantels technisch so schwierig, daß ich darauf verzichten mußte. Am Außenhorn dagegen konnte ich Tuschemarken anbringen und einige Anhaltspunkte für die Fortbewegung des Hornes gewinnen, worüber ich nachher noch berichten werde. Aus der Lagerung und Orientierung der Keimschichtzellen läßt sich immerhin schon einiges ermitteln.

αα) *Ihre Richtung.*

Wenn wir noch einmal zusammenfassen, so hatte sich aus Sagittalschnitten, aus Längs- und Querschnitten durch die einzelnen Kieferäste sowie aus Frontalschnitten folgendes ergeben: Die Keimschichtzellen des Außenhornes sind nach Verlassen des Falzes diesem zugewandt und gelangen falzwärts ins Horn hinein. Zur Kante hin ist alsdann ein allmähliches Sichaufrichten der Basalzellen der Keimschicht in eine senkrecht zur Hornoberfläche orientierte Lagerung festzustellen. Kurz vor der Kante ändern jene ihren Verlauf zur Spitze hin, um auf einem schmalen Grat parallel zur Kante ihren Weg fortzusetzen. Im Mundhorn sind die Verhältnisse derart, daß die Keimschichtzellen am Falz in der unmittelbar sich anschließenden Region jenem zugekehrt sind, sich dann nach einer kurzen Strecke zur Schnabelkante wenden und diese Richtung unverändert beibehalten.

Bei genauerer Betrachtung fällt auf, daß trotz gleichbleibender Orientierung in der Strömungsrichtung die Querschnitte der Zellen

in den einzelnen Schnittebenen verschieden sind. Nahe dem Kiefergelenk, und ein gutes Stück weiter entfernt davon, erscheinen auf Querschnitten durch die Kieferäste die Zellen des Falzes als ovale Gebilde im Mundhorn wie im Außenhorn. Zur Schnabelkante tritt eine Änderung des Querschnitts der Zellen ein. Die Durchmesser sind am größten auf dem Grat der Schnabelkante. Weiter rostralwärts entnommene Querschnitte machen im Außenhorn Zellen mit wachsendem länglichem Durchmesser sichtbar. Im Mundhorn sind die Zellen der Keimschicht oval bis rund, nehmen aber kurz vor der Schnabelkante einen länglichen Querschnitt an.

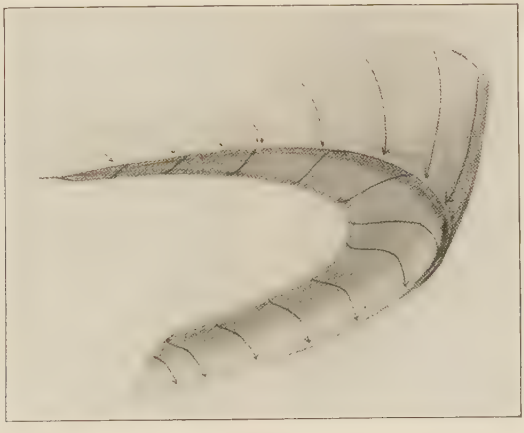

Abb. 16.
Schematische Darstellung des Verlaufs der Hornströmungen im Ober- und Unterkiefer.

In der Längsebene des Kieferastes treten im Stratum germinativum nahe dem Kiefergelenk lange Zellen auf, die zur Schnauzenspitze hin oval werden. Frontalschnitte besitzen im Außenhorn stets längliche Zellen. Im Mundhorn finden sich in den der Keimschicht unmittelbar aufliegenden Schnittebenen längere, zum Schnabelgrat zu ovale Zellen. Auf dem Grat der Schnabelkante selbst sind sie oval bis ganz rund.

Stellen wir uns diese Ergebnisse zu einem räumlichen Gebilde gestaltet vor, so erkennen wir, daß eine Änderung in der Orientierung der Zellen stattfinden muß (Abb. 16). Die durch gegenseitigen Druck verursachte Deformation der Zellen ist dabei in Betracht gezogen. Oft fällt ihre Längs- und Querachse mit keiner der drei Schnittebenen zusammen. Übereinstimmung in der Querschnitt- und Sagittalebene zeigen eigentlich nur die Zellen der

Schnabelkante. Aus den Durchmessern der Zellen kann man somit auf die ungefähre Richtung der Zellen schließen. Im Außenhorn wandert das Horn im kaudalen Teil der Hornbekleidung im kleinen Winkel zur Horizontalebene schräg nach vorn. Die Strömung ändert sich dann und gelangt allmählich, sich zur Senkrechten aufrichtend, zur Schnabelkante. Beobachtet man ferner die Orientierung der Zähnchen oder Röhrchen, so kann man an ihrer Richtung eine Bestätigung unserer Folgerungen erblicken. Hiermit stimmt außerdem die eigentümliche Verlaufsrichtung der Pigment-

Abb. 17.

Abb. 18.

Kopf einer Chelydra serpentina, von der Seite (Abb. 17) und von vorn (Abb. 18), um den Verlauf der Pigmentstreifen auf dem Außenhorn der Hornscheide zu veranschaulichen.

streifung am Schnabelhorn von Chelydra serpentina überein. In der Vorderansicht laufen diese Streifen am Ober- wie Unterkiefer auf die medianen Symphysen zusammen. Von der Seite gesehen, gehen sie am Unterschnabel schräg nach vorn. Sie neigen sich an der Spitze nicht so stark nach vorn, wie es kaudalwärts der Fall ist, wo sie fast horizontal gelagert sind. Etwas abweichend davon verhält sich der Oberkiefer. Am Mundwinkel sind die Streifen fast horizontal, bekommen aber zur Spitze hin vertikale Verlaufsrichtung, um sich am Rostrum wieder etwas kaudalwärts zu neigen (Abb. 17, 18).

Das Mundhorn von Chelone mydas und Caretta caretta kann nicht auf diese Art und Weise vorwärtsrücken, sondern nur, gemäß seinem eigenartigen Bau, um die einzelnen Röhrchen herum

durch Vergrößerung ihrer Durchmesser wachsen. Andererseits könnte ich mir auch vorstellen, daß das Mundhornareal durch Zwischenlagerung neuer Röhrchen zunimmt und dadurch ein Wachstum des ganzen zustande kommt.

Richtung und Strömung des Horns sind bei allen untersuchten Tieren im großen ganzen die gleichen, wenn sie auch in Einzelheiten voneinander abweichen. Ist das Horn besonders dick, dann tritt ein röhrenförmiger Bau auf, der einerseits Festigkeit verbürgt, andererseits gut ernährtes Horn liefert, das zugleich mit dem Bindegewebe innig verbunden ist.

ββ) Ihre Geschwindigkeit.

Um einen Anhalt über die Geschwindigkeit des Wachstums zu bekommen, ritzte ich mit einem scharfen Messer in das Außenhorn im Ober- wie Unterkiefer von Testudo graeca einmal waagerechte, das andere Mal senkrechte Marken ein. Sodann wurden die Risse oder Schnitte mit schwarzer Ausziehtusche nachgezogen. Die Entfernungen vom Falz unter den Augen bis zur Tuschmarke ermittelte ich mit Hilfe einer Meßlehre und eines Zirkels. Die horizontalen Schnitte maß ich vom Falz unter den Augen oder unter der Nase bis zur Marke, die vertikalen vom kaudalen Ende der Hornscheide aus. Die erhaltenen Werte trug ich in eine Kurve ein, deren Y-Koordinate den Abstand vom Falz bis zur Tuschmarke enthielt, und auf deren X-Koordinate die Tage der Versuchsdauer eingezeichnet wurden (siehe Abb. 19, 20).

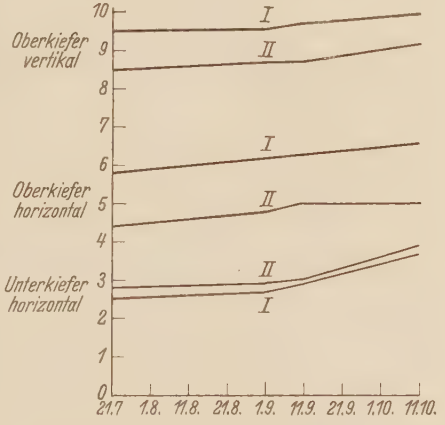

Abb. 19.
Wachstumstabelle von Testudo graeca.

Es betrug im Oberkiefer der Abstand vom Falz bis zur vertikalen Marke bei Testudo graeca I:

am 21. 7. 34	9.5 mm
„ 29. 8. 34	9.52 „
„ 10. 9. 34	9.7 „
„ 11. 10. 34	10 „

bei Testudo graeca II:

am 21. 7. 34	8.5 mm
„ 30. 8. 34	8.7 „
„ 10. 9. 34	8.7 „
„ 11. 10. 34	9.2 „

Das ergäbe nach 82 Tagen Versuchsdauer für das erste Tier 0,5 mm, für das andere 0.7 mm Zuwachs, was bei fast dreimonatiger Dauer sehr wenig ist. Den Durchschnittswert pro Tag errechnete ich beim ersten Tier auf 0.006 mm, beim zweiten auf 0.0085 mm. Die Längsschnitte wandern also zur Schnabelkante, aber nicht auf dem kürzesten Wege, sondern mit einer Bewegungstendenz zum Rostrum hin.

Die Werte der waagerechten Schnitte waren bei Tier I:

am 21. 7. 34	5.8 mm
„ 29. 8. 34	6.2 „
„ 10. 9. 34	6.3 „
„ 11. 10. 34	6,6 „

Bei Tier II betrugen sie:

am 21. 7. 34	4.4 mm
„ 30. 8. 34	4.8 „
„ 10. 9. 34	5.0 „
„ 11. 10. 34	5.0 „

Als Tagesdurchschnitt ermittelte ich beim ersten Tier 0.009 mm, beim zweiten Tier 0.008 mm.

Die beiden Unterkiefer ergaben in 82 Tagen Untersuchungsdauer beim ersten Tier 1.2 mm, beim zweiten Tier 1.1 mm Zuwachs.

Die beiden Hornkappen des Unterkiefers wachsen also hier viel schneller als die der beiden Oberkiefer. Ich möchte annehmen, daß dieses Wachstum auf eine stärkere Beanspruchung des Unterkiefers zurückzuführen ist. Doch ist die Zahl der Messungen viel zu gering, als daß man hier zu einem einwandfreien Ergebnis kommen könnte. Interessant wäre es, festzustellen, ob das Wachstum zur Zeit der Winterruhe infolge der geringen oder fast ganz eingestellten Nahrungsaufnahme nahezu stillsteht oder doch merklich herabgesetzt ist.

Schließlich wurden noch die Kiefer einer Testudo marginata untersucht. Das Wachstum ist bedeutend größer (Abb. 20). Die Markierung im Oberkiefer war nach 37 Tagen von 3.5 mm auf 6 mm, also um 0.0405 mm pro Tag, gewandert. Im Unterkiefer

rückte der Querschnitt von 4.4 mm bis zu 6.4 mm vor, was einer durchschnittlichen Strömungsgeschwindigkeit von 0.056 mm pro Tag entspricht. Hier eilt wiederum der Unterkiefer durch stärkeres Wachstum dem Oberkiefer voraus. Der Geschwindigkeitsunterschied beträgt ungefähr das Drei- bis Sechsfache des Wachstums bei Testudo graeca.

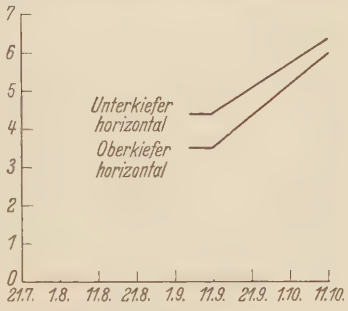

Abb. 20.
Wachstumstabelle von Testudo marginata.

Daß meine Beobachtungen mit den sonstigen Messungen des Gesamtwachstums einer Schildkröte annähernd übereinstimmen, zeigt eine Tabelle von Agassiz, auf der er Wachstumswerte einer Chrysemys picta angibt:

Jahr	Länge des Carapax mm	Breite des Carapax mm	Panzerhöhe mm	Schwanzlänge mm
III	26.5	25	12	16.5
III	42	39.5	17	17.5
IV	51	49	21.5	20.5
V	54	51	23.5	21.5
VI	59	56	25	23.5
VII	66	60	26.5	26
VIII	72.2	61	28	27.5
IX	74	62	28	27.5
X	77	64	30	28
XI	80	67	30	28.5
XIV	92	74.5	33	28.5
XXV	121	92	43	34
Old	129	96	47	37
very old	163	113	59	53

Errechnet man unter Fortfall der beiden letzten Messungen seiner Tabelle, die ganz unbestimmte Zeitangaben darstellen, das mittlere tägliche Wachstum, dann bekommt man folgende Werte:

für Carapaxlänge . . . . . 0.0117 mm pro Tag
„ Carapaxbreite . . . . . 0,0083 „ „ „
„ Panzerhöhe . . . . . 0.0038 „ „ „
„ Schwanzlänge . . . . . 0.0021 „ „ „

Es sind das Werte, die sich mit den meinigen ungefähr decken, wenn man bedenkt, daß am Schnabel infolge der stärkeren Beanspruchung ein stärkeres Wachstum stattfinden muß.

Wie an den »Zuwachsstreifen« am Panzer der von mir untersuchten Tiere abzulesen war, entsprachen meine Exemplare ungefähr einem Alter von 12—15 Jahren. Vergleicht man die Wachstumswerte dieser Jahre — ich habe hier die Werte vom 10. bis zum 14. Lebensjahr genommen —, dann erhält man für das Wachstum folgende Mittelwerte:

für Carapaxlänge	0,0102	mm	pro	Tag
„ Carapaxbreite	0.0071	„	„	„
„ Panzerhöhe	0.0020	„	„	„
„ Schwanzlänge	0.0013	„	„	„

So hat sich meine Annahme durch die Tatsache des Vorwärtsrückens der Tuschmarken vollauf bestätigt. Es findet eine Strömung innerhalb des Außenhorns statt. Verschiedentlich verschwanden mit Tusche nicht nochmals nachgezogene Marken und waren selbst mit der Lupe nicht mehr zu erkennen. Das wäre ein Beweis dafür, daß die Hornzellen von ihrer Ursprungsstelle sich in schräger Richtung auf die Oberfläche des Außenhorns zu bewegen. Auf diese Weise wird eben eine angebrachte Tuschmarke durch neugebildetes Horn allmählich nach außen gedrängt.

Ein Vergleich mit den Untersuchungen Lüdickes (1933) am Vogelschnabel macht deutlich, daß das Wachstum der Schildkröten im Verhältnis außerordentlich gering ist. Man darf aber dabei nicht vergessen, daß die Vögel als Warmblüter einen höheren Stoffumsatz haben. Außerdem zeigen die von Townsend (1927—31) in jährlichen Messungen festgelegten Beobachtungen an Testudo vicina, daß je nach Nahrung, Temperatur u. a. das Wachstum mit verschiedener Intensität vor sich geht.

b) Besondere Strukturen.

Wir haben bisher einen Einblick in das allgemeine Gefüge des Hornes bekommen und konnten dabei wahrscheinlich machen, daß trotz vielfacher histologischer Verschiedenheiten eine Strömung des Hornes in bestimmter Richtung stattfindet. Auch die Geschwindigkeit, mit welcher der Hornvorschub bei den Schildkröten erfolgt, ist im Vergleich zu dem Wachstum des Vogelschnabels sehr gering.

Es sollen nunmehr im folgenden noch einige histologische

Strukturen besonderer Art, soweit sie bei der Durchsicht der Präparate zutage traten, eingehender besprochen werden.

α) Heller Hornkeil.

Im Horn fand ich, besonders bei Landschildkröten, eine weißliche Schicht, die sich mit den meistens gebrauchten Farbstoffen nicht färbte. Das zeigt deutlich Abb. 2. Während Nucplascoll sie ganz grün färbte, nahmen unter der Einwirkung von Methylenblau nur ihre Umrandungen grüne Farbe an. Diese weißliche Schicht tritt im Ober- wie Unterkiefer auf, doch ist ihre Lage und Ausdehnung in beiden Kiefern nicht die gleiche. Im Oberkiefer geht sie vom Rostrum bis fast zu den kaudalen Enden der Hornscheide, wo sie sich allmählich verliert. Im Außenhorn trifft man sie kaum oder überhaupt nicht an. Ist sie vorhanden, dann reicht sie nicht so weit zum Falz herauf. Im Unterkiefer ist ihre Ausdehnung weitaus größer. Beträchtliche Mächtigkeit erlangt sie im Mundhorn. Oft ist das Horn bereits derart abgenutzt, daß die weiße Schicht angegriffen wird; dann nimmt sie aber schon etwas dunklere Färbung an. Das darüber gelegene Horn hat eine zitronengelbe bis braunrote, schöne Färbung und nimmt nur bis zu einem gewissen Grade Farbstoff an. Azanbehandlung erzielt hier blaue Färbung, wenn das Horn weich ist. Gewöhnlich behält das Außenhorn seine braune Farbe bei. Die weiße Hornlage im Außenhorn des Unterkiefers geht nur so weit, wie der Kieferschluß des Oberkiefers reicht. Diese Erscheinung lehrt uns, daß diese Schicht in irgendeinem Zusammenhange mit der Mechanik des Gebisses stehen muß, da sie nur auf das Mundhöhlenhorn und die Schnabelkanten der Kiefer beschränkt ist. Während die Landschildkröten stets das weiße Horn besitzen, fand ich es unter den Wasserformen nur bei Sternothaerus niger, Emys orbicularis, Clemmys insculpta und bei Chrysemys deutlich ausgeprägt; außerdem trat es auf bei der Meeresschildkröte Chelone imbricata. Allem Anschein nach führt das gesamte Horn Fett, das durch die Vorbehandlung zum Schneiden aufgelöst wird, so daß nur noch Reste in irgendeiner veränderten Form zurückbleiben. Bei einer frisch geschnittenen und fixierten Chrysemys scripta elegans, die ich mit Sudan III färbte, nahm außer dem Stratum lucidum, das sich leuchtend rot färbte, also viel Fett besaß, das ganze Horn eine schwache rötliche Färbung an. Deswegen nehme ich an, daß es sich bei dem hellen Hornkeil um restliche Fettbestandteile handelt. Durch das hin-

zutretende Melanin wird die Färbung etwas dunkel, bleibt aber im Grundton hell. Daß es sich bei diesem Horn um eine besondere Bildung handelt, beweist noch eine andere Tatsache. Waren die Hornscheiden, namentlich die der Wasserformen, längerer Einwirkung von Diaphanol und Essigsäure ausgesetzt gewesen, dann konnte eine Abnahme der Mächtigkeit der weißen Schicht beobachtet werden. Wenn man dabei noch die Lage dieses Hornkeils in Betracht zieht, so könnte man auch auf härtere Konsistenz schließen. Ein weiteres Argument dafür, daß es sich um festeres Horn handelt, wäre die Tatsache, daß Risse in der weißen Schicht, falls sie schon vor der Fixierung vorhanden waren, eine bräunliche Umrandung bekamen. An diesen Stellen ist also das Horn etwas weicher. Anfangs hielt ich jene weiße Schichtung für eine künstliche Bildung. Doch machte mich die Regelmäßigkeit, mit der sie besonders bei Landschildkröten auftrat, stutzig. Befinden sich Sprünge ohne braune Umrandung im Horn, so sind sie erst beim Schneiden durch Platzen der Hornschichten entstanden.

β) Generationsweiser Aufbau des Hornes.

Werden zur Betrachtung der Präparate schwächere Vergrößerungen verwandt, dann kann man dabei trotz Entpigmentierung durch Diaphanol oft noch viel Farbstoff in den Zellen des Horns erkennen. Besonders an jenen Stellen kommt er zur Geltung, wo eine weißliche Schicht im Horn vorhanden ist. Außerdem läßt sich erkennen, daß der dunkle Farbstoff trotz anscheinend regelloser Anordnung in bestimmten Bändern von verschiedener Dicke abgesetzt ist. Sie liegen in wechselnden Abständen übereinander. Von der Peripherie zur Keimschicht hin wird der Farbstoffgehalt eines jeden Farbbandes allmählich geringer und verschwindet fast ganz, bis der folgende, darunter gelegene Pigmentstreifen wieder mit einer starken Färbung im peripheren Teil beginnt. Das dazwischen liegende Horn besitzt nur wenig oder gar kein Pigment. Diese letztere Schicht ist oft so schmal, daß sie sehr leicht übersehen werden kann.

Die Streifung, die sich mehr oder weniger deutlich bei allen histologisch untersuchten Formen zeigte, brachte mich zur Annahme einer qualitativ verschiedenen, periodischen Hornneubildung. Schon früher haben Forscher sich damit befaßt. Bereits Ficalbi (1889) beschreibt eine Schichtung im Horn. Er erklärt die im Rückenpanzer einer Testudo graeca stärker auf-

tretende, schichtenweise Pigmentanhäufung mit periodischer Einwanderung von Farbstoff ins Horn. Er unterscheidet dabei ein Bildungsstadium (Stato di attività) und ein Ruhestadium (Stato di quiete). Die Zellteilungen sollen in letzterem sehr gering sein, so daß eine Neubildung von Horn kaum stattfindet. Daher kann mehr Farbstoff aus der Keimschicht und der Cutis im Horn abgelagert werden. Ist die Proliferation rege, so entfällt auf jede Zelle weniger Farbstoff, wodurch die Streifungen allmählich aufhören. W. J. Schmidt (1922) stellt am Panzer von Emyda granosa eine feine Streifung trotz spärlicher Verhornung im Stratum corneum fest, sagt aber nichts weiteres darüber aus. Im allgemeinen ist bei den Reptilien in den in die Verhornung eintretenden Zellen eine dicke exoplasmatische Rinde als vornehmlicher Sitz der Verhornung zu unterscheiden von einem längere Zeit unverändert bleibenden, den Kern umschließenden Endoplasma. Bei Emyda konnte wohl Schmidt eine derartige Differenzierung nicht erkennen. Es fehlt ihr die von Ficalbi festgestellte Bänderung der Hornschicht, die dazu nötigt, das Schildpatt als Produkt mehrerer nicht abgeworfener Epidermisgenerationen aufzufassen, ähnlich jenen Häuten, die Eidechsen und Schlangen abzustreifen pflegen. Schmidt beschreibt die Hornschicht der Emyda granosa als eine »ganz einheitliche Lage«. Eine Differenzierung im Horn stellt auch Lange (1931) fest. Er sagt: »Trotzdem möchte ich glauben, daß es auch bei Cheloniern und Crocodiliern eine dem Stratum intermedium der Squamaten vergleichbare Bildung gibt, deren Existenz aber kaum an der oberen Grenze des Stratum profundum nachzuweisen ist, als vielmehr im Stratum corneum, wo sich Anzeichen einer schichtenweise auftretenden geringeren Verhornung bemerkbar machen.«

Meine Präparate wiesen bei Hämalaun-Eosin-Färbung und bei Eisen-Hämatoxylin starke Schichtung im Horn auf. Eine Probe mit der Gramschen Färbung zeigte genau dieselben Ergebnisse. Bei stärkerer Vergrößerung stellte sich jedoch heraus, daß die Hornzellen zwar gefärbt waren, besonders aber die Interzellularräume gut hervortraten. Letztere waren so stark mitgefärbt, daß man glauben konnte, das Horn sei in dieser Schicht besonders weich, d. h. nicht oder nur unvollkommen verhornt. Diese Erscheinung war bei allen benutzten Färbungen zu beobachten. Lange berichtet Ähnliches von der Kehlhaut einer Testudo polyphemus. In der Abbildung, die er bringt, ist eine deutliche

Schichtung erkennbar, desgleichen auch auf dem Schnitt durch die Carpal- und Metacarpalgegend einer Testudo ibera.

Interessant ist, was Schmidt (1916) in seinen eingehenden Studien über das Integument der Reptilien ausführt. Er untersuchte Krallen von Eidechsen und beobachtete dort auch eine Schichtung, die durch unterschiedlichen Pigmentgehalt hervorgerufen wurde. Er schreibt: »Bekanntlich unterliegen die Krallen der Eidechsen nicht wie ihr Integument im allgemeinen der Häutung. . . . Aus dem gleichen Grunde fehlt den Krallen eine Differenzierung der Hornschicht in Epidermisgenerationen, und ihr Wachstum vollzieht sich vielmehr im allgemeinen dauernd und gleichmäßig.«

An einer anderen Stelle sagt er: »Das Pigment in der unteren Krallenplatte zeigt eine Anordnung derart, daß stärker und schwächer pigmentierte Zonen miteinander abwechseln; . . . alsdann würden die stärker pigmentierten Zonen einer stärkeren Tätigkeit der Melanophoren entsprechen. Wahrscheinlicher aber ist, daß diese unregelmäßige Verteilung des Pigments in der Hornmasse eine Folge wechselnder Produktivität des Stratum malpighi ist, die vielleicht mit der Bildung von Epidermisgenerationen im übrigen Integument zusammenfällt.«

Er kommt dann zu der Schlußfolgerung: »Bei dieser letzteren Annahme entsprechen die schwächer pigmentierten Zonen Zeiten stärkerer Hornbildung, in denen auf die einzelne Epidermiszelle nur weniger Pigment entfallen konnte.«

An den Krallen liegen also anscheinend ähnliche Verhältnisse vor, wie ich sie am Schnabel der Schildkröten fand und von anderen am Panzer und an der Haut festgestellt wurde.

Ich verglich nun die Pigmentstreifen mit den durch künstliche Färbung hervorgerufenen Streifungen. Dabei stellte sich die Untersuchung insofern als schwierig heraus, als Pigmentstreifen nur dort auftraten und stark ausgebildet waren, wo sich im Corium Pigmentzellen befanden, künstliche Farbstreifen jedoch zwischen den Melaninstreifen und dem übrigen Horn zu sehen waren. Oft hatte es den Anschein, als ob beiderlei Bänderungen ineinander übergingen.

Um diese Fehlerquelle auszuschalten, nahm ich ungefärbte Präparate, betrachtete sie im Dunkelfeld und sah die Schichtung deutlich genug ausgeprägt. Dunkle Bänder wechselten mit ganz dünnen, oft kaum wahrzunehmenden helleren Streifen. Bei stärke-

ren Vergrößerungen war in den Zellen dieser dünnen Schicht kaum Pigment zu erkennen, zuweilen war es sogar vollkommen verschwunden.

Wenn nun Schmidt bei seinen Krallenuntersuchungen die stärker pigmentierten Zellagen für weniger entwickelt anspricht, so würde diese Tatsache mit meinen Beobachtungen am Schnabel der Chelonier übereinstimmen. Im Interesse einer längeren Haltbarkeit der Krallen können die einzelnen Horngenerationen bei den Eidechsen nicht so oft wie das Integument gehäutet werden. Bei den Schildkröten erwiesen Färbungen mit Eisenhämatoxylin, Hämalaun-Eosin stets sichtbare Änderungen im Horn, wenn auch nicht immer ganz ausgeprägt und überall. Es ließ sich feststellen, daß letztere, hervorgerufen durch die Melanine der betreffenden Hautschicht, nicht mit denen zu identifizieren sind, die durch besondere Farbstoffe hervorgerufen werden. Da nun stets eine Abstufung des Melaningehaltes in den Farbbändern von der Peripherie zur Keimschicht vorhanden ist, so können bei oberflächlicher Betrachtung der Präparate Zweifel über die Bedeutung der Streifungen aufkommen. Ficalbi beobachtete nur einen Wechsel von Pigmentschichtung und weniger Farbstoff führendem Horn. Andererseits konnte ich beim Schneiden ebenso wie Lange feststellen, daß das Horn dicht über dem Pigmentstreifen häufiger aufplatzte, ein Zeichen dafür, daß in dieser Gegend eine Schwächezone im Horn vorhanden sein mußte. Es kam mir nun der Gedanke, daß vielleicht diese Bänderung in irgendeiner Weise mit einem verschiedenen Verhornungsvorgang zusammenhängen könne.

Da nun die färberische Untersuchung darin keine weitere Klarheit bringen konnte, machte ich von einer Wasser- wie einer Landschildkröte Mikroaufnahmen mit infrarotem Licht. Der Wert der Infrarotphotographie beruht bekanntlich darauf, daß Strukturerscheinungen sichtbar gemacht werden, deren Existenz bei der gewöhnlichen Art der Beleuchtung nicht in Erscheinung tritt. Der Pigmentgehalt bietet kein besonderes Hindernis für Strahlen dieser Art. Es mußte sich nun erweisen, ob die Schichtung nicht durch bestimmte Feinstrukturen des Hornes beeinflußt wird und dadurch verschiedene Brechungen des Lichtes zustande kommen. Meine Erwartungen haben sich vollkommen bestätgt.

Die erste Aufnahme stammt vom Unterkiefer einer Testudo graeca, der horizontal geschnitten wurde. Im normalen Licht zeigt die Aufnahme (Abb. 21) Abwechslung stark pigmentierter und

weniger stark gefärbter Schichten, eine Lagerung, die auch Ficalbi und Lange feststellten. In gewissen Abständen sind wohl ganz dünne helle Schichten wahrzunehmen; doch hält es schwer, sie genauer zu erkennen. Nimmt man nun dieses Präparat in infrarotem Licht auf (Abb. 22), so tritt folgendes deutlich hervor: Das Stratum germinativum kommt als ganz helle Schicht heraus, während das Stratum intermedium sich dunkel färbt. Hier wird infolge der inneren Struktur der Zellen dieser Schicht weniger Licht hindurchgelassen. Das Stratum lucidum ist entsprechend seiner Lichtbrechung durch die Fetttröpfchen grau, und zwar hell-

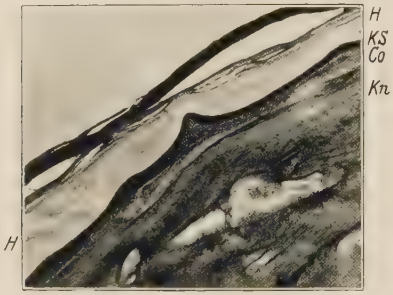

Abb. 21.

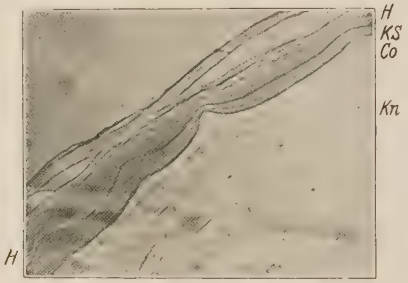

Abb. 22.

Abb. 21. Frontalschnitt durch das Außenhorn einer Testudo graeca. Die Aufnahme auf Agfa-Isochromplatte zeigt eine Hornschicht mit helleren Lagen, in denen das Horn vielfach platzt. Abb. 22. Das gleiche Präparat von Abbildung 21 auf Agfa-Infrarotplatte aufgenommen. Die helleren Lagen im Horn erscheinen hier dunkel.

grau, da die Lage eine helle Schicht darstellt. Im übrigen Horn erscheinen die dunklen Schichten ebenfalls grau, während die dazwischen liegenden als dunkle Streifen sichtbar sind. Wir können daraus ersehen, daß das infrarote Licht die Verhältnisse weit kräftiger und deutlicher wiedergibt als die normale Photographie.

Die zweite Aufnahme, ein Längsschnitt durch den Oberkieferast einer Sternothaerus niger, zeigt jene Verhältnisse nicht so deutlich, da hier die Dicke der Schnitte für eine Mikroaufnahme ungünstig ist. Doch lassen sich auch hier Änderungen erkennen. So gibt schon die Verschiedenheit der Färbung ein deutliches Bild von der Verschiedenheit der Schichtung. Aber noch weiter läßt sich eine gewisse Gleichheit der dunklen Streifung, die durch die Bänderung des Hornes einerseits und durch das Stratum intermedium andererseits verursacht werden, klar erkennen. Im Farbton erscheinen beide dunkelgrau bis schwarz. Damit hätte

sich die Tatsache ergeben, daß beide Teile in näherer Beziehung zueinander zu stehen scheinen. Es erhebt sich nun die Frage: Sind diese dunklen Streifen im Horn Reste weniger verhornter Lagen, die mit dem Stratum germinativum irgendwie zusammenhängen?

Zwar sprechen die Photos für einen generationsweisen Aufbau des Hornes und für eine Verwandtschaft der hellen Lagen mit dem Stratum intermedium. Doch ist ein überzeugender Beweis damit noch nicht ganz erbracht. Daher benutzte ich zu weiteren Untersuchungen polarisiertes Licht. Objekte, die in verschiedenen Ebenen geschnitten waren, wurden bei Tageslicht im Polarisationsmikroskop untersucht. Sie hellten sich unter gekreuzten Nicols bei Drehung des Objekttisches um 360° viermal auf und wurden abwechselnd viermal dunkel, und zwar hell maximal in der Diagonallage und dunkel in Normallage. Dadurch war fürs erste eine Doppelbrechung im Horn erwiesen. In den Diagonallagen wie in den Normallagen konnte man Bänder im Horn erkennen, und zwar erschienen in Diagonallage die breiten pigmentierten Hornstreifen hell, in Normallage dunkel, während die zwischen den breiten Hornstreifen gelegenen Bänder in Diagonallage dunkel und in Normallage hell wurden. Die Auslöschung ist nicht einheitlich, sondern schief, was sich durch den ständigen Wechsel in der Verlaufsrichtung der Schichten erklärt. Die Keimschicht erscheint in Diagonallage hell, in Normallage dunkel. Das Stratum intermedium wird dunkel in der Diagonallage und erweist somit eine Übereinstimmung mit jener dünnen Schicht im Horn (Abb. 23, 24). Da nun in der Hornschicht die Tonofibrillen im wesentlichen die Träger der Doppelbrechung sind, da ferner jene eigenartige Schichtung von zweierlei Horn angetroffen wird, so nehme ich an, daß die Tonofibrillen hier entweder anders gelagert sind und in der dünnen Zellschicht mit der Orientierung im Stratum intermedium übereinstimmen, oder daß durch die noch nicht so starke Verhornung die Brechung der Tonofibrillen auch einen substantiellen Unterschied ausdrückt. Das dürfte in einem anders verlaufenden Verhornungsprozeß seine Erklärung finden. Schmidt, der Emyda granosa im polarisierten Licht untersuchte, spricht von einer allgemein zu beobachtenden Doppelbrechung des Hornes. Dennoch nehme ich an, daß auch in diesem Falle eine, wenn auch nicht so deutlich ausgeprägte periodische Hornneubildung erfolgt, zumal ja Schmidt selbst berichtet, daß die Hornschicht feine horizontal gelagerte Streifung erkennen lasse.

Zur Beurteilung des generationsweisen Aufbaues des Hornes kann man noch die Hornschilder des Panzers der Schildkröten heranziehen. Schnitte habe ich davon nicht angefertigt. Nach dem, was das Schnabelhorn zeigt und Ficalbis Untersuchungen dartun, glaube ich, daß auch hier die gleichen Verhältnisse vorherrschen. Die Farbbänder, die Ficalbi bei Testudo graeca und Emys orbicularis beschrieb, scheinen mir, wie ich oben schon

Abb. 23.

Längsschnitt durch den Unterkieferast einer Sternothaerus niger. Die Pfeile deuten die Polarisationsebenen N—N, N_1—N_1 an, ca. 225 : 1. Das Horn läßt eine Schichtung einwandfrei erkennen. Die Zwischenlagen sind dunkel und stimmen mit der Intermedialschicht überein, neben der die Keimschicht als dickeres helles Band verläuft.

andeutete, diese Vermutungen für den Panzer ebenso zu bestätigen, wie die Befunde an der Kehlhaut einer Testudo polyphemus, die Lange für die Haut der Schildkröten als generationsweisen Aufbau deutete.

Bei weiteren Untersuchungen, die ich zum Nachweis dieses Aufbaues des Hornes anstellte, ergaben sich noch andere neue Tatsachen. Die Randschilder des Carapax einer Chelone mydas ließen einwandfrei die plattige Struktur des Hornes erkennen.

An einer Clemmys, die ich beobachten konnte, als sie die Hornschilder des Rückenpanzers abstieß, gelang mir die Feststellung, daß unter dem abzulösenden Teil zunächst Blasen sich bildeten, eine

Erscheinung, die dem Häutungsvorgang bei den Squamaten ähnlich ist. Diese Blasen vereinigten sich mit der Zeit, drangen zum Rande vor, und nun konnte von außen her die Hornschicht abgelöst werden. Mit einer Pinzette faßte ich vorsichtig den Rand dieser Platte und konnte sie abdecken. Es kam die unversehrte, nächstjüngere Schicht zum Vorschein.

Die Beobachtung dieses Prozesses schärfte mir nun auch den Blick für die Beurteilung folgender Erscheinung. Das Außenhorn

Abb. 24.

Querschnitt durch den Oberkieferast einer Testudo marginata, ca. 225:1. Erklärung vgl. Abb. 23.

des Schnabels einer Testudo pardalis läßt, wie mich eine Untersuchung lehrte, am Ober- wie Unterkiefer die abgenutzten Horngenerationen erkennen (vgl. Abb. 6). Die oberen Ränder der Schichten, die durch das Spitzenwachstum langsam aus dem Falz herausgewandert sind, werden sichtbar, und zwar in der Weise, daß die älteste Schicht der Schnabelkante, die jüngste der Falzregion am nächsten liegt. Entsprechend der Teilung des Außenhornes in drei Hornplatten, wie bereits oben ausgeführt ist (S. 38), sind am Unterkiefer die Ränder der letzten Generationen dieser Platten getrennt, so daß zwei seitliche Ränder und ein mittlerer Rand verfolgt werden können, wovon in der Abbildung nur der linke und ein Teil des rechten Randes der ausstreichenden Hornschichten

heraustritt. Am Oberkiefer sind die drei Hornschilder nicht so weitgehend getrennt, daß die Begrenzungslinien der einzelnen Horngenerationen rund um das Außenhorn wahrzunehmen sind.

Für eine vergleichende Betrachtung mögen die Hornschilder des Panzers herangezogen werden. Sie lassen, besonders bei Landschildkröten (Abb. 25), Skulpturen erkennen, die in Form von Vielecken den Mittelpunkt jedes Schildes umlagern. Auf Grund von Wachstumsuntersuchungen am Panzerhorn von Riesenschildkröten (Testudo vicina) hat nun Townsend (1927—1931) behauptet, daß die einzelnen Vielecke Zuwachsstreifen der einzelnen Jahre

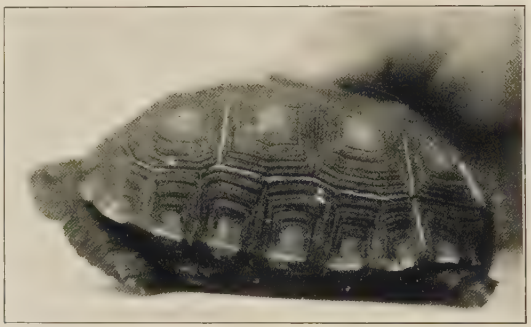

Abb. 25.
Testudo tabulata von der Seite. Die weißen Zuwachsstreifen sind zwischen den Rändern der Hornschilder gut zu erkennen.

seien, und daß man mit ihrer Hilfe das Alter der Tiere ermitteln könne. Coker (1906), der Untersuchungen an Malaclemys centrata concentrica (Diamond-back-terrapin) anstellte, steht auf dem gleichen Standpunkt. Diese Streifen sind anfangs weiß und färben sich mit der Zeit dunkler durch Einwanderung von Pigment. Ich selbst fand sie an einer Testudo tabulata. Townsend und Coker meinen freilich nur die großen Skulpturen. Bei besonders großen Exemplaren der Landschildkröten aber wird noch eine weitere Unterteilung innerhalb der Zuwachsstreifen sichtbar. In ihnen entdeckt man wiederum kleine Bänder oder Riefelungen, die nicht so auffällig hervortreten. Diese betrachte ich keineswegs als unwesentlich, sondern halte es für möglich, daß sie äußerlich sichtbare Ränder der Horngenerationen darstellen. Andererseits könnte ich mir auch vorstellen, daß in jedem Jahr durch einen Zuwachsstreifen ein gewisser Abschluß gebildet wird und diese Streifen mit

den Horngenerationen, wie sie Ficalbi am Panzerhorn, ich selbst am Schnabelhorn festgestellt habe, identisch sind.

Nun ist die Größenzunahme des Areals eines jeden Hornschildes verbunden mit einem Größenwachstum des Tieres; je nach der Ernährung wechselt die Breite des Zuwachsstreifens. Um zu prüfen, ob die Zunahme des Areals auf der ganzen Oberfläche der Keimschicht eines Hornschildes erfolgt, trennte ich ein solches Schild ab und wartete, bis sich über der Keimschicht ein neues gebildet hatte. Nach etwa einem Vierteljahr konnte ich eine neue Hornschicht entdecken. Sie wies aber keine Skulpturen auf wie das abgelöste Stück. Das wäre ein Beweis dafür, daß von der ganzen Oberfläche der Keimschicht Horn gebildet wird. So könnte man die Skulpturen als die Ränder von übereinandergeschichteten Lagen ansehen.

γ) Zellgröße.

Eine weitere Besonderheit betrifft die Größe der Zellen der Epidermis, die mir, wie ich bereits erwähnt habe, bei einigen Schildkröten auffiel. Es waren nicht nur die Zellen der Keimschicht größer, sondern auch im Stratum germinativum trat diese Erscheinung deutlich zutage. Diese Tatsache brachte mich darauf, bei einigen Schildkröten probeweise Zellmessungen vorzunehmen. Der Versuch sollte diesen schon äußerlich sichtbaren Größenunterschied zahlenmäßig erfassen. Um möglichst genaues Material zu bekommen, wurden die Schnittserien verschiedener Ebenen verglichen. Desgleichen wurden die Unterschiede in den einzelnen Regionen, Falzgegend oder Schnabelkante, berücksichtigt.

Untersucht wurden: Testudo graeca, Testudo tabulata, Testudo ibera, Emys orbicularis, Sternothaerus niger und Chelone imbricata. Die Längs- und Querdurchmesser, die ich bei den einzelnen Zellen ermittelte, sind in nachfolgenden Tabellen auf S. 68 und 69 aufgeführt.

Bei der Durchsicht der Zahlenkolonnen der Tabellen fallen die verschiedenen Werte für die Längsdurchmesser auf, da die drei Testudoarten kleinere Werte als die übrigen Schildkröten aufweisen. Die Breitendurchmesser weichen nicht so erheblich voneinander ab; doch sind sie auch hier wieder bei den Testudo-Vertretern geringer. Um einen besseren Einblick zu erhalten, be-

Tabelle I.

Zellenmessungen bei Wasserformen in μ.

Emys orbicularis		Sternothaerus niger		Chelone imbricata	
Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite
16.33	7.34	36.30	10.89	21.78	14.68
14.52	5.5	32.67	11.01	29.04	18.35
21.78	7.34	29.04	11.01	25.41	18.35
25.41	7.34	32.67	11.01	29.04	14.68
29.04	9.17	36.3	14.68	36.3	11.01
25.41	9.17	39.93	10.89	32.67	14.68
25.41	9.17	29.04	9.07	36.3	14.68
21.78	5.5	25.41	7.34	32.67	11.01
25.41	7.34	21.78	9.07	32.67	5.44
29.04	4.77	36.3	11.01	32.67	7.34
36.3	5.5	32.67	11.01	21.78	14.68
39.9	7.34	18.15	5.44	21.78	18.35
43.64	7.34	11.01	3.63	43.56	11.01
25.41	9.07	39.93	9.07	29.04	11.01
21.78	5.5	21.78	7.26	32.67	11.01
—	—	36.30	7.26	36.3	14.68
—	—	39.93	14.68	21.78	14.68
—	—	32.67	9.17	32.67	14.68
—	—	32.67	14.68	29.04	11.01
—	—	25.41	14.68	28.41	14.68

rechnete ich den Mittelwert der Längen- und Breitenmaße einer jeden Art:

Art	Länge	Breite
Emys orbicularis	25.81	7.08
Sternothaerus niger.	30.57	6.81
Chelone imbricata	30.67	13.88
Testudo graeca.	15.7	6.55
Testudo ibera.	8.75	5.51
Testudo tabulata.	14.72	6.03

Es läßt sich, wie das Zahlenmaterial zeigt, eine Trennung von Land- und Wasserschildkröten durchführen. Emys orbicularis als amphibische Form hat einen weit größeren Längendurchmesser seiner Zellen als die terrestrisch lebenden Schildkröten. Chelone imbricata, und zwar ein wenige Monate altes Exemplar von gleicher Länge und Größe wie die anderen Chelonier, steht mit den größten Zellenmaßen an der Spitze.

Berechnet man den Mittelwert für Landformen einerseits und

Tabelle II.

Zellenmessungen bei Landformen in μ.

Testudo graeca		Testudo ibera		Testudo tabulata	
Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite
14.52	5.5	7.26	7.34	14.52	3.67
14.52	5.5	10.89	3.67	18.15	3.67
14.52	7.34	10.89	4.4	21.78	3.67
14.52	3.67	7.26	3.7	14.52	7.34
12.7	3.67	7.26	3.67	14.5	9.17
10.89	3.67	7.26	4.4	18.15	7.34
14.52	3.67	9.07	3.67	10.9	7.34
18.15	3.67	14.52	1.9	18.15	7.34
14.52	3.67	14.52	3.67	12.7	3.67
10.89	3.67	10.89	5.5	12.7	5.44
12.7	3.67	9.07	3.67	21.78	5.44
18.15	3.67	9.07	5.5	18.15	7.34
10.89	5.5	9.07	3.67	25.4	3.67
18.15	5.5	5.44	5.5	21.78	5.44
10.89	3.67	7.26	5.5	14.52	5.44
25.41	5.5	10.89	5.5	10.89	1.85
27.22	7.34	9.0	3.67	18.51	5.44
25.41	5.5	12.7	5.5	9.0	3.67
18.51	7.34	10.89	5.5	14.5	1.9
21.78	7.34	10.9	5.5	14.52	3.67
14.52	7.34	10.89	5.5	10.89	4.4
18.5	7.34	10.89	3.67	10.9	1.83
14.52	11.01	9.07	3.67	12.7	3.67
14.52	7.34	10.0	3.67	7.26	7.34
18.15	5.44	10.9	5.5	12.7	1.85
29.04	5.45	10.89	5.5	18.15	7.34
14.52	5.44	9.0	3.7	14.5	3.67

Wasserschildkröten andererseits, dann erhält man für letztere 30.17 μ als Längen- und 8.54 μ als Breitendurchmesser. Die Landschildkröten haben 13.02 μ Länge und 6.17 μ Breite im Mittel. Damit würde sich das Verhältnis von Länge zur Breite auf 4:1 belaufen für die Wasserformen und auf 2:1 für die Landbewohner. Man erkennt, daß trotz nahezu gleichen Breitendurchmessers der Zellen beider Gruppen die Wasserschildkröten ein größeres Zellvolumen besitzen. Denn bei diesen übertrifft der Längendurchmesser den der Landformen um mehr als das Doppelte. Eine Erklärung dieser Merkwürdigkeit steht noch aus. Vielleicht ist die Zellgröße bei Wasserbewohnern auf stärkeren Wassergehalt zurückzuführen.

II. Gebißformen.

Die eigenartig wechselnde Ausbildung des Mundhorns der behandelten Schildkröten brachte mich auf den Gedanken, einmal zu untersuchen, ob sie nicht durch die Nahrungsaufnahme der einzelnen Chelonier erklärt werden könnte. Ein zu diesem Zwecke angestellter Vergleich der bisher histologisch-makroskopisch untersuchten Formen offenbart eine Beziehung zwischen dem Bau der Hornscheide und der Art der Nahrungsweise. Ich berücksichtigte zur Klärung dieser Frage auch solche Vertreter, die ich nach den Abbildungen und Beschreibungen bei Brehm, Boulenger und Siebenrock genauer zu beurteilen vermochte.

Die erste Kolonne meiner Tabelle bietet eine Einteilung nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Kaukanten im Mundhorn. Versucht man die Nahrungsweise damit in Verbindung zu bringen, so sieht man, daß sich eine Gruppierung in ausgesprochene Fleischfresser und ausgesprochene Pflanzenfresser kaum durchführen läßt. Vertreter der Chelonier mit Kauleisten sind sowohl unter den fleischfressenden wie Pflanzenkost bevorzugenden Formen zu finden. Maßgebend für die Bildung von Leisten im Innenhorn ist vielmehr der Umstand, ob die Nahrung schwer oder leicht »aufzuschließen« ist. Beutetiere, wie die Schalen tragenden Mollusken, müssen zuvor zertrümmert werden. Man trennt demnach besser die Carnivoren in durophage und malakophage Formen, ähnlich wie es Dollo (1903) in seiner »Evolution des Chéloniens marins« versucht hat. Die Verteilung der Chelonier auf die Vertreter mit herbivorer, durophager, malakophager Lebensweise läßt die zweite Kolumne erkennen.

Überschauen wir diese Aufstellung, so springt sogleich eine Übereinstimmung zwischen den beiden Rubriken, durophage und herbivore, heraus, insofern als beide Gruppen Kauleisten im Mundhorn besitzen, während die malakophagen sie entbehren. Doch ist dabei noch zu beachten, daß die ersteren auch als »Malmer« bezeichnet werden können und unter die Malakophagen auch die »Schlinger« zu zählen sind, deren Schnabel sich nur als Fanggebiß betätigt. Die Schildkröten, die im histologischen Teil als Mittelgruppe gekennzeichnet sind, gehen mit der Schlußgruppe zusammen, doch mit der Einschränkung, daß bei jener zwar kein röhrenförmiger Aufbau des Mundhorns sich vorfindet, wohl aber die Bildung von Kauleisten. Die dort an den Anfang gesetzte Gruppe

Name	Mundkante		Herbivor	Carnivor	
	mit	ohne		duroph.	malakoph.
Chelydra serpentina . . .		+			+
Cinosternum pensilvan. .		+			+
Kachuga	+		+		
Callagur.	+		+		
Batagur.	+		+		
Hardella	+		+		
Chrysemys scripta elegans		+			+
Chrysemys d'orbignyi . .	+			+	
Testudo graeca	+		+		
Testudo ibera	+		+		
Testudo marginata . . .	+		+		
Testudo tabulata. . . .	+		+		
Testudo radiata	+		+		
Testudo pardalis	+		+		
Clemmys insculpta . . .	(+)		(	+	)
Emys orbicularis		+			+
Geoemyda trijuga therm.		+			+
Chelone imbricata . . .	+			+	
Chelone mydas.	+		+		
Caretta caretta	+			+	
Dermochelys coriacea . .		+			+
Sternothaerus niger. . .	(+)		(	+	)
Hydraspis hilarii		+			+
Trionyx gangeticus . . .	+			+	

stellt ausnahmslos malakophage Vertreter. Es ist mir nicht gelungen, die beiden ersten Vertreter der Mittelgruppe, Sternothaerus niger und Clemmys insculpta, in einer der Kolonnen mit Sicherheit unterzubringen; ich habe sie daher durch eingeklammerte Kreuze als Zwischenformen kenntlich zu machen gesucht. Nach ihrer Nahrungsweise werden sie von Brehm als »vorzugsweise« carnivore aufgeführt, und es geht aus seiner Darstellung nicht hervor, ob sie zur durophagen oder malakophagen Gruppe zu zählen sind. Sternothaerus niger soll auch zum Teil herbivor leben. Die Meeresschildkröten, außer Dermochelys coriacea, die malakophage Lebensweise hat, sind nach Deraniyagala (1930) der durophagen und herbivoren Abteilung zuzuweisen.

Trotzdem ich mein Einteilungsprinzip nur aus den mir genauer bekannten Vertretern der Chelonier gewonnen habe, möchte ich doch annehmen, daß es auch auf den Schnabelbau und die Nahrungsweise der übrigen zutrifft.

III. Vergleich des hornigen Schnabels der Schildkröten mit ihren Krallen und mit Hornbildungen anderer Wirbeltiere.

Die Untersuchungen am Horn des Schnabels der Schildkröten brachten mich dazu, es mit ähnlichen terminalen Hornbildungen sowohl der Chelonier selbst als auch anderer Wirbeltiere zu vergleichen. Auf Querschnitten läßt sich an der Grenze von Platte und Sohle auf jeder Seite je eine Kante erkennen, wie die Abbildungen bei Boas (1931) erweisen. Das Horn der Sohle ist etwas weicher als das übrige, was durch stärkere Tinktion mit Hämalaun zu beobachten ist; auch neigt es mehr zur Faserbildung. Es ist derjenige Teil der Kralle, der der Abnutzung am stärksten unterliegt. Die Keimschicht unter den Krallen, die von Boas nicht berücksichtigt zu werden scheint, ist verhältnismäßig dünn. Betrachtet man die Orientierung der Zellen im Stratum germinativum, dann ergibt sich folgende Feststellung: In der Mediane zeigen die Zellen am proximalen Ende, dem Krallenfalz, der nur eine einfache Einsenkung bildet, eine regellose Lagerung. Distal davon wenden sie sich dem Falz zu und weisen mit weiterem Vorrücken zur Krallenspitze senkrecht zur Hornoberfläche, um sich schließlich der Spitze zuzuwenden. Hier tritt die Keimschicht mit dem Hornstrom der Krallensohle in Verbindung. An allen Stellen des Sohlenhorns entspricht die Orientierung der Zellen des Stratum germinativum der der Krallenplatte. Eine Ausnahme tritt in der Mediane in Erscheinung. Auf halber Entfernung zwischen Spitze und Falz erfährt die Keimschicht eine Einsenkung in das Bindegewebe. Mit wachsender Entfernung von der Medianebene verliert sich nach beiden Seiten hin die Einsenkung. Wahrscheinlich handelt es sich um eine Stelle, die durch stärkere Proliferation die Abnutzung des Sohlenhornes ausgleicht. Die Hornströmung der Krallen verläuft also ähnlich wie jene im Schnabel.

Wir wenden uns jetzt den Hornbildungen der Säuger und Vögel zu. Die Ähnlichkeit der Klauen und Hufe der Säugetiere mit den Hornbildungen des Chelonierschnabels geht so weit, daß man ohne Berücksichtigung der Tatsache, daß bei Säugern eine Unterteilung der Keimschicht in eine Basal- und eine Terminalmatrix, die durch eine sterile Region voneinander getrennt werden, vorhanden ist, die Hornbildungen miteinander vergleichen kann. Das Außenhorn der Schildkröten ist der Krallenplatte der Säugetiere insofern ähnlich, als es kurz ist und geradlinig auf den Schnabelrand

zu verläuft. Der Falz an Schnabel und Krallen der Chelonier ist im Gegensatz zu dem der Säugetiere unausgeprägt und kann sogar fehlen wie bei Testudo (s. S. 40).

Bei Vögeln fand Lüdicke (1933) eine je nach Beanspruchung des Schnabels wechselnde Ausbildung des Falzes. Daß letztere bei Schildkröten wenig oder gar nicht vorhanden ist, bleibt verwunderlich.

Die mechanische Beanspruchung des Schildkrötenschnabels ist zwar nicht völlig gleichzusetzen der der Klauen und Hufe der Säuger. Immerhin ist eine Ähnlichkeit insofern vorhanden, als Schildkröten wie Caretta caretta, Trionyx gangeticus und Chelone inbricata schwer zu zerbeißende Nahrung, wie Muscheln, Schalen tragende Schnecken und größere Krebstiere, zermalmen, wobei an die Festigkeit der Hornkappen größte Ansprüche gestellt werden. Im allgemeinen ist der sterile Teil der Krallenplatte der Huftiere mit stark hervortretenden Längskämmen versehen, die in das Innere des Fußes hineinragen (vgl. Nashorn, Elefant). Damit ist das Mundhorn der Schnabelkante des Oberkiefers von Chelone mydas wohl zu vergleichen. Nur sind die den Längskämmen entsprechenden »Rippen« nicht nach innen gerichtet, sondern werden äußerlich auf der Hornoberfläche sichtbar. Sie haben hier neben der versteifenden Funktion auch noch die Aufgabe, eine allzu große Abnutzung durch Vergrößerung der Oberfläche der hornbildenden Schicht zu verhindern. Weniger ausgeprägt finden sich diese Bildungen im Außenhorn des Unterkiefers von Testudo tabulata und Testudo pardalis. Hier sind in größeren Abständen kleine Vorwölbungen von Corium in die Epidermis zu beobachten. Sie liegen nicht so eng nebeneinander wie bei den obengenannten Säugetieren, sondern die Vorsprünge des Coriums verzahnen sich gewissermaßen mit breiten Vorwölbungen der Hornschicht.

Die Ausbildung von Röhrchen im Mundhorn ist bedingt durch besonders beanspruchte Stellen. Sie kann so weit gehen, daß schließlich das ganze Horn der Mundhöhle aus Röhren besteht. Auch bei den Klauen und Hufen der Säugetiere ist das Sohlenhorn, das dem Mundhorn der Chelonier vergleichbar ist, bei vielen Vertretern röhrenförmig gestaltet, und zwar je nach Beanspruchung der Extremität. Solche Beispiele wären Nashorn, Tapir, Elefant, Giraffe und Pferd. Der Hund besitzt Röhrchen, die durch Coriumpapillen hervorgerufen werden, an der Krallenplatte. Bei Schildkröten sind solche Röhrchen, wenn auch vereinzelt, im Außen-

horn von Chelone mydas, Caretta caretta, Testudo pardalis und Emys orbicularis von mir beobachtet worden.

Auch bei embryonalen und jungen Vögeln wie Sittich, Sperling und Huhn hat Gardiner (1885) am Schnabelrand und an anderen Teilen des Schnabels Papillen beschrieben; sie werden von suprapapillaren Epidermiszellen gebildet. Moser (1906) und Lange (1931) beschreiben derartige Bildungen ebenfalls, letzterer von Conurus cactorum und der Saatkrähe. Diese Röhren sind denen ähnlich, die vor allem bei den Vertretern der Gattung Testudo anzutreffen sind. So finden wir eine Neigung der Röhren nicht nur innerhalb des Mundhorns der Schildkröten, sondern auch im Sohlenhorn des Pferdehufes wie Giraffenhufes.

Zusammenfassend möchte ich sagen: Bei analoger Beanspruchung zeigt das Horn in verschiedenen Wirbeltierordnungen ähnliche Ausbildungen. Besonders deutlich tritt eine konvergente Bildung am Schnabelhorn der Meeresschildkröten und an den Klauen und Hufen einiger Säuger wie Nashorn, Elefant, Pferd und Giraffe hervor.

C. Zusammenfassung.

Im folgenden sollen die Ergebnisse der Untersuchungen noch einmal in Kürze zusammengefaßt werden.

1. Das Außenhorn ist bei allen Formen stets dünnschichtig.

2. Das Mundhorn neigt, entsprechend seiner Funktion beim Nahrungserwerb, zur Veränderung seiner Dicke.

3. Im Außenhorn des Oberkiefers verläuft die Hornströmung zunächst schräg distalwärts zur Schnabelkante, nimmt im letzten Drittel der Entfernung vom distalen Ende der Hornscheide ihre Richtung senkrecht zur Schnabelkante, um an der Spitze des Rostrums auf die Schnabelkante hinzuströmen oder bei stark hervorspringender Schnauze (Chelydra) dazu noch an der Spitze kaudalwärts zu zeigen.

4. Das Außenhorn des Unterkiefers strömt zur Schnabelkante und nach vorn zur Symphyse der Dentalia zusammen.

5. Die größte Neigung zur Horizontalebene hat die Strömung stets am kaudalen Ende der Hornscheide.

6. Das Mundhorn kann durch zusätzliche Kauleisten verstärkt werden.

7. Die Kauleisten oder Kanten haben bei den einzelnen untersuchten Arten verschiedene Ausbildung. Sie stehen wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Art der Nahrung.

8. Diese Leisten können mit Zähnchen bewehrt sein, doch treten sie auch bei manchen Vertretern ohne äußerlich sichtbare Kante auf.

9. Die Basalzellen der Keimschicht weisen nur in unmittelbarer Nähe der Schnabelkanten zu diesen hin, sonst zeigt ihre Richtung falzwärts.

10. Das Horn wird im allgemeinen in horizontalen Lamellen abgesondert.

11. Tuschmarkenversuche beweisen ein äußerst langsames Wachstum des Hornes.

12. Im Schnabelhorn treten Schichtungen auf, die am unterschiedlichen Pigmentgehalt erkennbar sind oder durch Färbungen sichtbar gemacht werden können.

13. Im Dunkelfeld, in infrarotem sowie polarisiertem Licht zeigt das Horn deutlich eine Schichtung, worin eine dünne Schicht die Stelle geringster Festigkeit des Hornverbandes darstellt.

14. Im Mundhorn des Schnabels erscheint an mechanisch besonders beanspruchten Stellen ein weißlicher Keil.

15. Dem Stratum intermedium als Ausgangspunkt der Verhornung kommt wahrscheinlich eine periodisch wechselnde, chemische Konsistenz zu.

16. Messungen an Zellen der Epidermis verschiedener Schildkröten lassen einen Unterschied in der Zellgröße erkennen; Wasserschildkröten besitzen größere Zellen als Landformen.

17. Die vergleichende Betrachtung der hornigen Kiefer lehrt, daß das Vorhandensein oder Fehlen von Kauleisten einen Schluß auf die Nahrungsweise zuläßt.

18. Der Bau der Hornscheiden weist Konvergenzen zum Bau des Vogelschnabels, den Klauen und Krallen der Säugetiere bzw. der Eidechsen und Schildkröten auf.

Erklärung der auf den Abbildungen verwendeten Abkürzungen:

AH = Außenhorn.
AFH = Ausfüllungshorn.
Blg = Blutgefäße.
Co = Corium.
F = Falz.

Fr = Frontalebene.
H = Horn; *wH* = weißes Horn.
Kn = Knochen.
Kno = Knorpel.
KS = Keimschicht.
L = Längsschnitt durch einen Kieferast.
MH = Mundhorn.
Qu = Querschnitt durch einen Kieferast.
Sa = Sagittalebene.
SK = Schnabelkante.
Str b = Stratum basale.
Str co = Stratum corneum.
Str g = Stratum germinativum.
Str i = Stratum intermedium.
Str pr = Stratum profundum.
Str sp = Stratum spinosum.
VW = Vorwölbungen der Keimschicht.
Z = Zähnchen.

Literaturverzeichnis.

Boas, J. E. V., 1931: Krallen (inkl. Nägel, Hufe, Klauen) in: Handbuch Vergl. Anatomie d. Wirbeltiere I. Herausg. von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. — Böttcher, H. v., 1928: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Phylogenie des hornigen Vogelschnabelüberzuges, Jena. Z. Naturwiss. Bd. 63. — Boulenger, 1885: Catalogue of Chelonians. British Museum, London. — Brehm, A. E., 1912: Tierleben, Bd. IV: Lurche und Kriechtiere I. Neubearb. von F. Werner. Leipzig und Wien. — Coker, R. E., 1906: Cultivation of the Diamond-back-terrapin. North Carolina Geol. Surv. Bull. 14. — Cuvier, G., 1809/10: I., Vorlesungen über Vergl. Anatomie, übers. u. m. Anmerkungen und Zusätzen vermehrt von Froriep und Meckel, Bd. III. — Deraniyagala, P. E. P., 1930: The Testudinata of Ceylon. Ceylon J. Sci., sect. B. 16, spolia zeylanica. — Dollo, L., 1903: Eochelone brabantica, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Eocène moyen) de la Belgique et l'évolution des Cheloniens marins. Bull. Acad. R. Belg. (Sci). — Ficalbi, E., 1889: Osservazioni sulla istologia della pelle dei cheloniani. Atti Accad. Fisiocritici Siena IV, I. — Gadow, H., 1901: The Natural History. Vol. VIII: Amphibia and Reptilia. London. — Gardiner, R., 1885: Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und zur Bildung des Vogelschnabels. Arch. mikrosk. Anat. Bd. 24. — Gray, 1855: Catalogue of Shield Reptiles of the British Museum. Part. I: Testudinata. London. — Hoffmann, C. K., 1890: Die Reptilien. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Chelonia. Leipzig. — Lange, B., 1931: Das Integument der Sauropsiden in: Handb. Vergl. Anatomie der Wirbeltiere I. Herausg. von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. — Lüdicke, M., 1933: Wachstum und Abnutzung des Vogelschnabels. Zool. Jb., Abt. Syst. Bd. 57. — Maurer, F., 1895: Die Epidermis. Leipzig. — Moller, W., 1933: Einiges über das Einbetten und Schneiden von Horn. Z. Mikrosk. Bd. 50. — Moser, 1906:

Handb. d. vergl.-mikrosk. Anat. d. Haustiere. Herausg. von Ellenberger, Bd. I. — Rosenstadt, B., 1912: Untersuchungen über die Histogenese des Eizahnes und des Schnabels beim Hühnchen. Arch.-mikrosk. Anat. Bd. 79. — Schacht, P., 1902: Beiträge zur Kenntnis der auf den Seychellen lebenden Elefantenschildkröten. Valdivia-Expedition III, 3. — Schmidt, W. J., 1916: Das Integument der Reptilien. VIII: Bau und Entwicklung der Eidechsenkrallen. Zool. Jb., Abt. f. Anat. Bd. 39. — Schmidt, W. J., 1922: Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen (bei Emyda granosa) im polarisierten Licht. Arch. f. Zellforschung, Bd. 16. — Schmidt, W. J., 1934: Polarisationsoptische Analyse des submikroskopischen Baues von Zellen und Geweben. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden. Abt. V, Teil 10. Berlin und Wien. — Siebenrock, F., 1909: Synopsis der recenten Schildkröten, sowie der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. Zool. Jb. Suppl.-Bd. 10. — Stöhr, Ph., 1936: Lehrbuch der Histologie. 23. Aufl. von W. von Möllendorff. — Townsend, Ch. H., 1927/31: Growth and age in the Giant Tortoise of the Galapagos. Zoologica, Bd. IX. New York.

Lebenslauf

Am 22. Juli 1911 wurde ich, Dietrich Wilcke, als Sohn des Studienrats Emil Wilcke und seiner Ehefrau Charlotte, geb. Kirsten, zu Berlin-Pankow geboren. Ich besuchte die Vorschule der Oberrealschule zu Pankow, das Realgymnasium zu Pankow und das Lessing-Gymnasium zu Berlin. Im Frühjahr 1930 bestand ich die Reifeprüfung und wurde zum Studium der Naturwissenschaften an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin immatrikuliert. Meine Lehrer waren: Baetzner, Brieger, Czaja, Deegener, Defant, Diels, Eggert, Eugen Fischer, Graebner, Max Hartmann, Nicolai Hartmann, Hesse, Kiekebusch, Kniep, Köhler, Kohlrausch, Krebs, Mallwitz, Ernst Marcus, Markgraf, Panzer, Pilger, Quenstedt, Rieffert, Rühl, Schlenk, Solger, Spranger, Stille, Troll, Zeiss, Zimmer.